

DIE DYNAMIK UND STABILITÄT VON RÄUMLICHEN NAHRUNGSNETZEN



TECHNISCHE
UNIVERSITÄT
DARMSTADT

Vom Fachbereich Physik
der Technischen Universität Darmstadt

zur Erlangung des Grades
eines Doktors der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)

genehmigte Dissertation von

M.Sc. Sebastian Plitzko
aus Hanau

Referentin: Prof. Dr. Barbara Drossel
TU Darmstadt

Korreferent: Prof. Dr. Kay Hamacher
TU Darmstadt

Tag der Einreichung: 25.01.2016

Tag der Prüfung: 17.02.2016

Hochschulkennziffer: D 17

Darmstadt 2016

ZUSAMMENFASSUNG

Ökosysteme, genauer gesagt die hier behandelte Untergruppe der Nahrungsnetze, sind in ihrem dynamischen Verhalten und der Stabilität stets Effekten ausgesetzt, die eben dieses nachhaltig beeinflussen können. Um die Reaktion des gesamten Systems besser verstehen zu können, wird in dieser Arbeit untersucht, wie die Artenvielfalt und die Stabilität der Populationen von Eigenschaften, wie unter anderem der Migrationsbereitschaft der Populationen, der Gesamtspezieszahl aber auch dem Jagdverhalten, abhängt.

Die Beziehung zwischen der Komplexität und der Stabilität in großen Nahrungsnetzmodellen wird zu Beginn der Arbeit untersucht. Hierzu werden Fixpunkte der Populationsdynamik mittels linearer Stabilitätsanalyse und der kürzlich eingeführten generalisierten Methode analysiert. Zuerst werden generelle Bedingungen hergeleitet, die zu einem positiven Komplexität-Stabilitäts-Verhältnis führen. Dies sind zum einen große Ressourcenbestände als Energielieferant und zum anderen eine stark dichteabhängige Mortalität, die die Konsumentenpopulation limitiert. Ein weiterer Fokus ist die Suche nach möglichst realistischen Werten für die Parameter der generalisierten Methode. Die empirisch unterstützten generalisierten Parameter liegen zumeist in einem Bereich, in dem eine positive Beziehung zwischen der Nahrungsnetzkomplexität und der Stabilität bestehen kann.

Im Anschluss daran wird mit Hilfe von Computersimulationen für die Populationsdynamik von Systemen mit vielen Spezies die Stabilität von Nahrungsnetzen, die über mehrere Habitate (*patches*) verteilt und durch Migration miteinander verbunden sind, untersucht. Als Maß der Stabilität wird zum einen der Anteil an überlebenden Spezies (*robustness*, im Folgenden Robustheit genannt) genommen und zum anderen die Wahrscheinlichkeit, dass die Dynamik einen Fixpunkt erreicht. Beides wird abhängig von der Nahrungsnetzkomplexität, der Habitat-Anordnung und den Migrationsregeln untersucht. Es wird gezeigt, dass Migration im Allgemeinen die Robustheit erhöht. Dieser Anstieg ist für mittlere Migrationsraten und sternförmige Anordnungen von Habitaten am stärksten. Die Wahrscheinlichkeit, dass ein Fixpunkt erreicht wird, nimmt für mittlere Migrationsraten ab und zeigt einen deutlichen Maximalwert für höhere Migrationsraten im Falle der sternförmigen Topologie. Diese verschiedenen Beobachtungen werden durch den Rettungseffekt (*rescue effect*), durch die dynamisch-bedingte Koexistenz von Spezies und durch den Aufbau von Biomassenvorräten in stark verknüpften Habitaten erklärt. Mit wachsender Spezieszahl werden die Unterschiede verschiedener Habitatanordnungen kleiner und die geringere Wahrscheinlichkeit

für das Erreichen eines Fixpunktes verschwindet. Dies bedeutet, dass komplexe Nahrungsnetze in gewisser Weise dynamisch einfacher als Nahrungsnetze, die aus wenigen Spezies bestehen, zu verstehen sind.

Zur Vertiefung des Verständnisses der kombinierten Eigenschaften von lokalen und räumlichen Effekten wird eine Analyse mittels der generalisierten Methode vom kleinsten System, d.h. ein 2-Habitat, 2-Spezies System, gemacht. Bekannte Ergebnisse über die stabilisierenden Parameter aus den großen Systemen der vorherigen Kapiteln werden hier nochmal für ein isoliertes Räuber-Beute-System bestätigt. Dies erfolgt im ersten Schritt analytisch und zusätzlich mittels der linearen Stabilitätsanalyse. Hier, wie auch in der kommenden räumlichen Untersuchung, kann man durch Wahl bestimmter Parameterbereiche unterschiedliche Szenarien (z.B. *innerhalb der Räuberpopulation herrscht keine Konkurrenz* oder für zwei Habitate *die Beute migriert nicht*) für die Systeme generieren. Mit dem zweiten Habitat wird die räumliche Komponente hinzugefügt und acht unterschiedliche Konfigurationen auf den Zusammenhang ihrer Parameter mit der Stabilität untersucht. Es zeigt sich, dass die lokalen Parameter weiterhin den größten Einfluss haben und Migration generell den Anteil an stabilen Netzen abnehmen lässt. Eine positive Korrelation der Migrationsintensität mit der Stabilität ist für Parameter, die die Biomassenabnahme beschreiben, möglich. Für ein System mit adaptiver Migration wird am Ende noch eine kurze Analyse der vorliegenden Oszillationen durchgeführt. Es zeigt sich anhand der Eigenvektoren, dass generell synchrone und asynchrone Oszillationen möglich sind, wobei entscheidend der Wert der zugehörigen Eigenwerte ist.

ABSTRACT

The dynamical behavior and stability of ecosystems, respectively the in this work discussed subgroup food webs, are typically influenced by effects, which can sustainably change those. To gain a better understanding of the reaction of the whole system, this work investigates the dependance on species diversity and the stability of the population in regard to for instance willingness to migrate, total number of species and hunting behavior. For spatially extended food webs, which play the main role in this work, of course spatial but also local effects are important.

Starting this work, the relation between complexity and stability in large model food webs is investigated by evaluating the local stability of fixed points of the population dynamics using the recently developed method of generalized modeling. First, general conditions that lead to positive complexity-stability relations are determined. These include (1) high resource abundance for a large energy input and (2) strong density-dependent mortality effects that limit consumer populations. Emphasis is placed on using realistic values for these generalized parameters. The empirically supported generalized parameters fall in regions of the parameter space that allow for a positive relation between food-web complexity and stability.

Using computer simulations for the population dynamics of systems with many species, the stability of food webs distributed over several patches that are connected by migration is studied in the next section. As a measure of stability, the proportion of persisting species (robustness) and the probability that dynamics reach a fixed point in dependence of food-web complexity, patch arrangement, and migration rule is evaluated. Migration generally increases robustness. This increase is strongest for intermediate migration rates and for star-like patch arrangements. The probability of reaching a fixed point decreases for intermediate migration rate, and has a large peak at larger migration rate for the star topology. These various observations are explained by the rescue effect, by dynamical coexistence of species, and by the buildup of biomass reservoirs in highly connected patches. As the species number becomes larger, differences between different patch arrangements become smaller, and the decrease in the probability of reaching a fixed point vanishes. This means that complex food webs are in some sense dynamically simpler than food webs consisting of less species.

An analysis to deepen the understanding of the combined properties of local and spatial effects is done with the generalized modelling approach for the smallest system, that is the 2-species 2-patch system. Some known insights from the large food webs for the stabilizing ge-

neralized parameters are verified for the predator-prey system. This is investigated by some analytical calculations and additionally by linear stability analysis. Here, and the same goes for the spatial investigation in the next step, different scenarios (for example *there is no competition within the predator population* and for two patches *prey is not moving to other patches*) can be chosen by varying the parameter ranges. Adding the second patch extends the system spatially and eight different configurations are studied by calculating the connection between the Parameters and the stability. It is shown, that the local parameters have the largest impact and migration generally reduces the proportion of stable food webs. A positive correlation of stability with increasing rate of migration is for biomass density reducing parameters possible. A short analysis of the present oscillations is done for a system with adaptive migration. Based on the eigenvector synchronous and asynchronous oscillations are generally possible. The present case is decided by the value of the respective eigenvalues.

INHALTSVERZEICHNIS

1	EINLEITUNG	1
1.1	Zusammenspiel von Komplexität und Stabilität ökologischer Systeme	2
1.2	Konventionelles und generalisiertes Modellieren	4
1.3	Einbeziehen der räumlichen Dimension	5
1.4	Struktur der Arbeit	7
2	GRUNDLAGEN	9
2.1	Nahrungsnetzmodelle	9
2.2	Populationsdynamik	11
2.3	Funktionelle Antworten	12
2.4	Lineare Stabilitätsanalyse und Bifurkationen	14
2.5	Generalisierte Methode	15
3	KOMPLEXITÄTS-STABILITÄTS-VERHÄLTNISSE GROSSER NETZE	19
3.1	Ergänzende Informationen	19
3.1.1	Allometrische Skalierung der konventionellen Nahrungsnetzdynamik	19
3.1.2	Das generalisierte Nahrungsnetzmodell	20
3.2	Berechnung der Stabilität von generalisierten Nahrungsnetzen	23
3.3	Generalisierte Parameter basierend auf konventioneller Dynamik	27
3.4	Diskussion	33
4	EINFLUSS VON DIFFUSION AUF DIE STABILITÄT VON NAHRUNGSNETZEN	37
4.1	Ergänzende Informationen	38
4.1.1	Lokale Nahrungsnetzdynamik	38
4.1.2	Funktionale Form der Migration	39
4.1.3	Habitatanordnung	40
4.1.4	Aufbau der Berechnungen	41
4.2	Ergebnisse	41
4.2.1	Robustheit	41
4.2.2	Wahrscheinlichkeit des Erreichens eines Fixpunktes	45
4.2.3	Analyse	47
4.3	Diskussion	52
5	ANALYSE EINES RÄUMLICHEN RÄUBER-BEUTE SYSTEMS	57
5.1	Ergänzende Informationen	57
5.2	Parametereinflüsse für ein Habitat	58
5.3	Erweiterung um ein zweites Habitat	64
5.3.1	Allgemeine Formulierung	64
5.3.2	Vereinfachung auf homogene Habitate	68

5.3.3	Analytischer Ansatz	73
5.4	Anwendung auf ein konventionelles System	76
5.5	Diskussion	82
6	FAZIT	85
6.1	Zusammenfassung	85
6.2	Ausblick	88
	LITERATURVERZEICHNIS	91
	PUBLIKATIONEN	103
	LEBENS LAUF	105
	DANKSAGUNG	107

ABBILDUNGSVERZEICHNIS

Abbildung 2.1	Skizze des Nischenmodells.	10
Abbildung 3.1	Anteil stabiler Netze für verschiedene Spezieszahlen.	25
Abbildung 3.2	Anteil stabiler Netze für verschiedene Verknüpfungsgrade.	26
Abbildung 3.3	Wahrscheinlichkeitsverteilung für γ nach trophischen Leveln.	28
Abbildung 3.4	Wahrscheinlichkeitsverteilung für B^* nach trophischen Leveln.	29
Abbildung 3.5	Wahrscheinlichkeitsverteilung für δ nach trophischen Leveln.	31
Abbildung 3.6	Wahrscheinlichkeitsverteilung für μ nach trophischen Leveln.	32
Abbildung 4.1	Verschiedene Habitatanordnungen.	40
Abbildung 4.2	Robustheit über Migrationsstärke für unterschiedliche Spezies- und Habitatzahlen	43
Abbildung 4.3	Fixpunktwahrscheinlichkeit über Migrationsstärke für unterschiedliche Spezies- und Habitatzahlen	46
Abbildung 4.4	Zeitreihen für drei Habitate mit unterschiedlichen Migrationsraten.	48
Abbildung 4.5	Wahrscheinlichkeitsverteilung der Spezieszahl sortiert nach Vorhandensein.	50
Abbildung 4.6	Darstellung der zur Stabilisierung gehörenden Teilaspekte.	52
Abbildung 5.1	Bifurkationsoberflächen für lokales Räuber-Beute System.	60
Abbildung 5.2	1-Patch Räuber-Beute Korrelation (Beispielfall)	62
Abbildung 5.3	Bifurkationsoberflächen für lokales Räuber-Beute System unter Variation aller Parameter.	63
Abbildung 5.4	Korrelationsszenarien für Räuber-Beute auf einem Habitat.	65
Abbildung 5.5	2-Patch Räuber-Beute Korrelation (Standardszenario)	69
Abbildung 5.6	2-Patch Räuber-Beute Korrelationen (Beispielszenarien).	72
Abbildung 5.7	2-Patch Räuber-Beute Korrelationen speziell für die Migrationsparameter.	74
Abbildung 5.8	Zeitreihe für isoliertes Räuber-Beute Beispiel.	78
Abbildung 5.9	Zeitreihe für Räuber-Beute Beispiel mit zwei Migrationsarten.	79

Abbildung 5.10	Zeitreihen der Gesamtbiomassen.	80
Abbildung 5.11	Eigenvektorsystem für das Beispiel.	80
Abbildung 5.12	Entwicklung der Eigenwerte bei variierender Fitnesssensitivität.	81

TABELLENVERZEICHNIS

Tabelle 3.1	Realistische Werte für Parameter der konventionellen Dynamik.	27
Tabelle 4.1	Realistische Werte für Parameter der konventionellen Dynamik.	39
Tabelle 5.1	Einflüsse der Parameter auf die Bifurkationsoberflächen.	61
Tabelle 5.2	Generalisierte Beispielparameter für 1-Habitat Räuber-Beute Systeme.	64
Tabelle 5.3	Generalisierte Beispielparameter für 2-Habitat Räuber-Beute Systeme.	70
Tabelle 5.4	Anteil stabiler Netze für verschiedene Szenarien.	71

EINLEITUNG

Die Ökologie behandelt unter anderem das weite Feld der Wirkung von Lebewesen auf sich selbst und andere Lebewesen beziehungsweise Gruppen anderer Lebewesen (Ökosysteme), aber auch wieder den Einfluss der Anderen auf eben dieses eine Lebewesen. Einen wichtigen Teil hat in diesen Überlegungen auch stets die Umgebung, in der sich diese Betrachtung befindet, denn auch hier erhält man vereinfacht gesagt Einflüsse, die je nach vorliegender Situation unterschiedlich ausfallen können. Die Gesamtheit der Einflüsse, die auf ein Lebewesen einwirken, ist somit eine höchst komplexe Struktur und in Gänze nicht vollends mathematisch zu beschreiben. Mittels der theoretischen Physik, genauer gesagt der statistischen Physik [31] und der Theorie komplexer dynamischer Systeme, ist es möglich verschiedene Fragestellungen zu untersuchen. Für Themen, die als Grundlage den zeitlichen Verlauf von Populationsgrößen oder Biomassendichten sehen, eignen sich dynamische Systeme sehr gut und können mit ihren nichtlinearen Effekten diverse komplexe Sachverhalte aufzeigen [91]. Als Beispiele sind hier die Phasensynchronisation in räumlich ausgedehnten Nahrungsnetzen [12] und chaotische Populationsfluktuationen zu nennen, die bei der Beantwortung der möglichen Koexistenz von in Konkurrenz stehenden Spezies helfen [59].

Die oben beschriebenen Ökosysteme können sowohl in der Anzahl an zugehörigen Lebewesen, in der Regel auch als Spezies bezeichnet, als auch für die Struktur der Interaktionen eine sehr hohe Komplexität aufweisen. Mit der Frage nach der Stabilität solcher komplexen Strukturen befassen sich Wissenschaftler seit nun mehr als hundert Jahren [26]. Neben der grundsätzlichen Frage nach dem Verständnis für die Funktionsweise der einzelnen Komponenten dieses Systems, was auch die Grundlage dieser Arbeit darstellt, drängten sich im Laufe der letzten Jahrzehnte immer speziellere Fragestellungen auf, die über das Ökologische hinaus gehen und zum Teil ökonomisch motiviert sind. Sicherlich hat der Mensch früher durchaus auch Eingriffe in Ökosysteme durchgeführt, jedoch waren diese nicht so immens und systematisch wie spätestens mit Beginn der Industrialisierung. Durch Jagd, Fischfang und Migrieren von fremden Spezies in andere Ökosysteme, wurde die Stabilität eben dieser erheblichst auf die Probe gestellt. Ein Beispiel ist die Büffelpopulation Nordamerikas, die kurz vor dem Aussterben gerettet wurde und nun durch geeignete Maßnahmen wieder auf eine gesunde Größe angewachsen ist [110]. Neben diesen direkten Einflüssen auf die Ökosysteme können auch sekundäre Effekte zu Änderungen in der Stabilität führen. Offensicht-

liche Beispiele sind durch Menschen induzierte Fragmentierung oder Verkleinerung von Lebensräumen aber auch Einflüsse auf die Umwelt, die beispielsweise zu Änderungen der Durchschnittstemperaturen führen. Hierdurch kann es zu immensen Störungen am System kommen, was häufig durch eine Abnahme der Komplexität bedingt ist [30]. Durch diese Punkte begründet, erhielt das Verstehen des Mechanismus hinter der Stabilisierung ökologischer Gemeinschaften einen priorisierten Stand in der Forschung.

Im folgenden Teil dieser Einleitung wird ein Überblick über den aktuellen Stand der Forschung gegeben. Beginnend mit der allgemeinen Heranführung an die ökologische Fragestellung bezüglich des Zusammenhangs zwischen Komplexität und Stabilität, wird vorwiegend auf die theoretischen Arbeiten Bezug genommen. Des Weiteren wird die konventionelle Modellierung mit einem neuen generalisierten Ansatz in Bezug gesetzt, bevor die grundlegenden Erkenntnisse der Untersuchungen räumlich ausgedehnter Nahrungsnetze präsentiert werden. Zum Abschluss der Einleitung wird die Struktur der Arbeit dargelegt.

1.1 ZUSAMMENSPIEL VON KOMPLEXITÄT UND STABILITÄT ÖKOLOGISCHER SYSTEME

Ein Blick in die Natur ließ schon immer die Vermutung zu, dass komplexere, was in diesem Zusammenhang artenreich aber auch durch viele Interaktionen (*links* - *L*) verbundene Systeme, stabiler seien als einfachere. Diese sehr grundlegende Aussage basiert auf mehr vorhandenen Alternativen im System, die z.B. Störungen des Systems von außen ausgleichen können [93, 80]. In frühen theoretischen Arbeiten wurde gezeigt, dass eine höhere Komplexität, in Form von Speziesdiversität (*S*) oder der Verknüpfungsgrad (*connectance* - *C*) der Interaktionsnetzwerke, nicht die Stabilität des Systems erhöht, indem es alternative Interaktionsmöglichkeiten zulässt, sondern die lineare Stabilität des Systems senkt [37, 83, 84]. Diese Arbeiten basierten auf zufälligen Verknüpfungen mit zufälligen Interaktionsstärken (Position und Wert in einer sogenannten Interaktionsmatrix). Diese konträren Aussagen bereiteten den Weg für die Komplexitäts-Stabilitäts-Debatte [85], die bis heute ein wichtiges Forschungsgebiet ist, um den Zusammenhang von Mechanismen in Ökosystemen und der Stabilität zu erklären [89], und auch ihren Teil in der hier vorliegenden Arbeit hat.

Der Begriff der Stabilität bietet hierbei einen sehr großen Interpretationsspielraum. Dies wurde spätestens nach der Arbeit von Grimm und Wissel [41] klar, die 163 Definitionen von 70 unterschiedlichen Stabilitätskonzepten unter sechs Oberbegriffen zusammenfassten. Während in den ersten theoretischen Arbeiten die lineare Stabilität von Fixpunkten untersucht wurden, gibt es durchaus ökologische An-

wendbarkeit und Relevanz für Fragen nach beispielsweise dem Einzugsbereich von Attraktoren oder der Abklingzeit von Störungen. Mit dem zeitlichen Ablauf ausgewählter Modelle mit Populationsdynamik drängte sich die Frage nach dem Einfluss zuvor entfernter Spezies [33, 112] oder der prozentuale Anteil an überlebenden Spezies in einem System auf [15, 16, 70, 36, 65, 53], wobei letzteres durch den Begriff der Robustheit (*robustness* - *R*) definiert ist.

Als Antwort auf May haben verschiedene Autoren dargelegt, dass zufällige Charakteristika der Netzwerke selten der Beobachtung in der Natur entsprechen und für die einzelnen Komponenten entsprechende Modelle formuliert. Beginnend bei der Netzwerkstruktur [32, 81] wurden durch diverse empirisch motivierte Modelle Eigenschaften, wie z.B. Länge von Nahrungsketten und Räuber- bzw. Beutezahlverteilungen, besser abgebildet. Ein berühmter Vertreter dieser Modelle ist sicherlich das Nischenmodell von Williams und Martinez [116], welches die Ausprägung von trophischen Leveln und somit einer gewissen Ordnung in der Netzwerkstruktur begünstigt.

Ein weiterer stabilisierender Faktor kann eine nicht zufällige Interaktionsstärkenverteilung sein [11]. Für empirisch motivierte Verteilungen wurde früh gezeigt, dass diese eher zu einem linear stabilen System führen als zufällige Verteilungen [119]. Weiterhin können schwache Interaktionen Nahrungsnetze stabilisieren [86], wenn diese zwischen bestimmten Spezies vorhanden sind [92, 48]. Auch hier bringt eine zufällige Positionierung keine Stabilität.

Eine Orientierungshilfe für die beiden zuvor genannten Eigenschaften von Systemen bieten die Körpermassen der betrachteten Spezies. Im Mittel kann man sagen, dass Jägerspezies im Schnitt ein bis zwei Größenordnungen größer als ihre Beuten sind [23, 14]. Dieser direkte Einfluss auf die Struktur der Netze ist durch den ständigen Bezug auf die Körpermasse in Arbeiten der letzten Dekade ersichtlich [75, 3, 4]. Der Energieumsatz (Metabolismus) eines Lebewesens hängt von der Körpermasse mit dem Exponent $-\frac{1}{4}$ ab [67, 17, 35] und somit variiert unter anderem die Interaktionsstärke mit unterschiedlichen Körpermassen. Dies hat einen weitreichenden Einfluss auf die Dynamik und die Stabilität von Nahrungsnetzen [120, 16, 66].

Aufgrund des Bedarfs einer genauen Beschreibung der Interaktionen zwischen den einzelnen Populationen erhielt der Forschungsbereich der funktionellen Antwort (*functional response*) recht früh großen Zuspruch und führte zu diversen empirischen, experimentellen und theoretischen Arbeiten. Diese Funktion enthält neben der Einschränkung durch den Metabolismus des Räubers (mittels maximale Aufnahme rate) auch eine Abhängigkeit von der Dichte der Beutepopulation. Zunächst wurde ein sehr einfacher linearer Ansatz von den beiden Wissenschaftlern Lotka [78] und Volterra [114] unabhängig voneinander niedergeschrieben. Mit der Zeit flossen weitere Beobachtungen in diese Funktionen ein. So bieten realistischere Formulierun-

gen ein Sättigung der Nahrungsaufnahmerate [55] oder quadratisch ansteigende Raten für kleinere Biomassendichten [117], die kleine Beutedichten schützen. Weiterhin findet man auch Modelle, die den Jagderfolg abhängig von der Räuberichte gestalten [9, 27].

Ein letzter realistischer Faktor, der hier erwähnt werden soll, ist die Anpassungsfähigkeit der Spezies an die aktuellen Gegebenheiten durch adaptives Jagdverhalten. Ist die Jagd auf gewisse Beutespezies nicht mehr effizient, wird weniger Zeit in diese gesteckt und somit für effizientere Beute frei. Diverse Arbeiten [69, 70, 113] zeigen hier eine erhöhte Robustheit bei steigendem Verknüpfungsgrad im System. Diese Aussagen gelten jedoch nicht für eine steigende Spezieszahl [113] oder für die Betrachtung linearer Stabilität [1].

1.2 KONVENTIONELLES UND GENERALISIERTES MODELLIEREN

Analytische Ergebnisse hinsichtlich der Populationsdynamik von interagierenden Spezies hängen in gewisser Weise stets von den grundlegenden Annahmen und den speziellen Formen der genutzten Gleichungen ab, die in den Arbeiten genutzt werden. Dynamische Muster und die Stabilität von Nahrungsnetzen sind oft sehr empfindlich gegenüber der Wahl der genauen mathematischen Form der funktionellen Antwort [43], welche die Interaktionsrate zwischen der Räuber- und Beutespezies [117, 102] beschreibt, oder gegenüber der genauen Wahl der Parameter zur Charakterisierung der benutzten Raten (Geburtenrate, Mortalitätsrate, usw. ...) [86].

Diese Einschränkungen können mit der generalisierten Methode, die kürzlich von Gross und Feudel [46] entwickelt wurde, umgangen werden, was unter anderem erfolgreich auf ökologische Systeme angewendet wurde [44, 48, 118]. Diese Methode skaliert die dynamischen Gleichungen der Populationsdynamik in einer Weise um, so dass die Fixpunkte aller Populationen den Wert eins haben. Hierbei umgeht man das explizite Berechnen der Populationsdynamik und bestimmt stattdessen die Stabilität des Fixpunktes der Dynamik anhand der Jacobimatrix des dynamischen Systems. Im Gegensatz zu Mays wegweisender Arbeit, die ebenfalls die Stabilität von Fixpunkten untersuchte [83], sind die Einträge der Jacobimatrix bei der generalisierten Methode keine reinen Zufallszahlen. Die Einträge hängen von Parametern ab, deren Werte meist direkt und in einem sehr generellen Bild interpretiert werden können, wie z.B. *Beute ist im Überfluss vorhanden* oder *die Mortalität wird von dichteabhängigen Effekten dominiert*. Auch kann diese Methode dazu genutzt werden, um periodische Lösungen zu untersuchen [71]. Allerdings kann die generalisierte Modellierung keinen Aufschluss über die Robustheit geben, wenn der Fixpunkt oder die periodische Lösung instabil ist.

Der konventionelle Modellierungsansatz basiert im Gegensatz dazu auf dem Integrieren der Differentialgleichungen für die Populati-

onsdynamik. Hier kann auch die Stabilität von Nahrungsnetzen mit regulären oder chaotischen Oszillationen berechnet werden, indem man den Anteil an Spezies betrachtet, die in ihrem jeweiligen dynamischen Zustand nach Berechnung der Dynamik fortbestehen (überleben). Es ist bekannt, dass diese nichtstationären Zustände eine wichtige Rolle beim Schutz der Biodiversität in Systemen spielen, die nur von einer geringen Anzahl an verschiedenen limitierenden Nährstoffen abhängen [59]. Dennoch scheint es so als seien die Bedingungen für lineare Stabilität, wie von May [83] für Zufallsnetze aufgestellt, und die Bedingungen für Speziespersistenz sehr ähnlich [107].

Der große Vorteil der generalisierten Methode ist, dass Aussagen über stabilisierende Eigenschaften von einem sehr abstrakten Standpunkt gemacht werden können, bei dem es nicht nötig ist spezielle Annahmen, d.h. genaue Funktionen, für die Interaktion der Populationen zu machen. Im Gegensatz hierzu kann ein System bei genügend Wissen darüber mittels konventioneller Modellierung detaillierter beschrieben werden, so dass z.B. Zeitreihen der Spezies aufgezeigt werden können, wohingegen die generalisierte Methode nur eine Analyse der Fixpunkte ist.

Bisher sind trotz ihrer einfachen biologischen Bedeutung keine direkten Abschätzungen für die Werte der Parameter bekannt, die in der generalisierten Methode verwendet werden. Dies liegt vor allem daran, dass experimentelle Studien normalerweise ihren Fokus auf die Quantifizierung des expliziten funktionellen Zusammenhangs haben. So sind erkannte stabilisierende Faktoren aus den Arbeiten von Gross: Eine hohe Varianz der Verknüpfungsstärken für kleine Nahrungsnetze und eine kleine Varianz in den Verknüpfungsstärken für große Nahrungsnetze, Spezies auf höheren trophischen Leveln mit vielen Beuten und Spezies auf mittleren trophischen Leveln mit vielen Jägern. Wenn die Spezies fast gesättigt sind, erhöht sich die Stabilität mit der Komplexität des Systems.

1.3 EINBEZIEHEN DER RÄUMLICHEN DIMENSION

Die bisher erwähnten Arbeiten vernachlässigen die räumliche Struktur des Systems und nehmen eine ausreichend gute Durchmischung der Populationen des Nahrungsnetzsystems an. Die räumliche Struktur kann jedoch einen nicht zu vernachlässigenden Einfluss auf die Dynamik eines Systems haben. Aus tiefgehenden Arbeiten [6, 60] zu diesem Thema lassen sich Einflüsse auf Systeme, wie z.B. Krankheitsausbreitungen, Feuermuster neuronaler Netze und Stromfehlerkaskaden, erkennen.

Weiterhin wird die Wichtigkeit der räumlichen Skala bei ökologischen Prozessen schon seit einer langen Zeit betont [74] und erst aktuell von Bauer und Hoyer [8] in einer Zusammenstellung der wichtigsten Effekte von migrierenden Spezies auf lokale Netze unterstri-

chen. Der Einfluss des Raums wurde bisher hauptsächlich für ökologische Systeme bestehend aus einer oder nur ein paar Spezies untersucht. Zu erwähnen sind hier Meta-Populationen (*metapopulations*) [7, 50, 54, 111], die die kleinste Untergruppe der Meta-Gesellschaften (*metacommunities*) definieren.

Sehr viele Erkenntnisse sind auf Arbeiten zurückzuführen, die auf Räuber-Beute Dynamik basieren [28, 63, 61, 64, 34]. Diese Systeme können schon eine große Variation an dynamischen Verhalten in Raum und Zeit aufweisen. Möglichkeiten sind Wellen, Chaos und Musterbildung [51]. Während, wie eingangs erwähnt, die Migration sowohl einen stabilisierenden als auch destabilisierenden Effekt haben kann, sind gegenphasige (antisynchrone) Oszillationen, die häufig durch adaptive Bewegungen erzeugt werden [2], mit einem stabilisierenden Effekt verbunden [62]. Die Abhängigkeit der Migrationsraten von den Populationsdichten kann aber auch einen destabilisierenden Einfluss durch größere Oszillationsamplituden haben [58].

Eine höhere Komplexität der Dynamik wird durch drei-trophische Nahrungsketten [12, 56, 68] oder das Diamantmodell [82, 38, 103] erreicht. So kann chaotisches Verhalten mit synchronen Phasen aber unterschiedlich hohen Amplituden auftreten [12], wobei generell zu sagen ist, dass Jägermigration stets einen synchronisierenden Effekt auf drei-Spezies-Nahrungsketten hat [10].

Ein zuletzt erschienenes Review von Amarasekare [5] fasst die bekannten Ergebnisse für wichtige Nahrungsnetzmodule von zwei oder drei Spezies, wie Konkurrenz (*competition*), gruppeninterne Jagd (*intraguild predation*) oder Omnivorie-Module (*omnivory modules*), zusammen und erklärt den Einfluss von verschiedenen Arten der Bewegung und Zeitskalen auf Persistenz, Diversität und Synchronität. Derartige Untersuchungen machen die hohe dynamische Komplexität deutlich und zeigen, dass Migration zwischen verschiedenen Habitaten sowohl positive als auch negative Auswirkungen auf die Stabilität haben kann und zu synchroner oder asynchroner Dynamik führen können, was jeweils von der Stärke der Migration abhängt.

Das Gros der wenigen existierenden theoretischen Arbeiten von räumlich ausgedehnten Systemen mit mehreren Spezies, für empirische liegen ähnlich wenige Arbeiten vor [25, 101, 76, 72], modellieren entweder die räumliche Struktur [100, 87] oder die Populationsdynamik [56, 77, 90, 19, 40] implizit. Im zweiten Fall basieren die Modelle auf Kolonisations- und Aussterberaten der einzelnen Habitate [96]. Hierbei sind die wichtigen Ergebnisse, dass die Nahrungskettenlänge (oder die Anzahl an trophischen Level) von Vorgängen auf regionaler Ebene abhängt [56, 19] und dass die Verteilung von Spezies im Raum die lokale Komplexität reduziert und somit die Stabilität erhöht [40]. Dass eine Modellierung von dynamisch verknüpften Habitaten mit jeweils lokaler Dynamik notwendig sei, wurde von Pillai et al. [97] postuliert.

Kürzlich wurde von Haegeman und Loreau [49] ein Modell für eine Konsumenten-Meta-Gesellschaft von 20 Spezies auf fünf Habitaten eingeführt, in der die Aufnahmeraten bezüglich der Ressource zwischen den Habitaten und Konsumenten variieren, was zu Generalisten und Spezialisten führen kann. Sie untersuchen den Effekt der Ressourcen und/oder Konsumentenverbreitung (*dispersal*) auf die Speziesdiversität und fanden, dass die regionale Diversität mit steigender Ressourcenverteilung abnimmt. Zusätzlich führt eine ansteigende Konsumentenverteilung zu höckerförmigen Diversitäts-Verteilungsverhältnissen, wenn die Ressourcenverteilung nicht zu langsam abläuft.

Die Art und Bewandnis der Bewegung ist ferner ein eigenes Themengebiet der räumlichen Forschung. Als erstes Modell wurde in der Forschung die zufällige Migration, was auch als Zufallsbewegung (*random walk*), Zufallsausbreitung (*random dispersal*) oder Diffusionsprozess verstanden werden kann, betrachtet [108, 73]. Dieses Modell ist in der aktuellen Forschung noch weit verbreitet, obwohl die Meinung weit verbreitet ist, dass adaptive Migration realistischer sei [13]. So modellieren Abrams und Ruokolainen [2] die adaptive Bewegung, indem sie die Migration abhängig von der Wachstumsrate der Spezies in den einzelnen Habitaten gestalten.

1.4 STRUKTUR DER ARBEIT

Diese Arbeit gliedert sich in den Bereich ein, der wie oben angemerkt noch etwas spärlich untersucht ist, sich aber steigendem Interesse erfreut. Es geht um die Verknüpfung von großen lokalen Netzen mit realistischen Modellparametern und der Migration auf vielen Habitaten. Beides sind Teilkomponenten, die es gilt zusammenzuführen.

In Kapitel 2 werden diverse Grundlagen, wie Begrifflichkeiten und Modelle, eingeführt, die zum Verständnis dieser Arbeit notwendig sind. Basierend auf diesen Säulen werden im folgenden Kapitel 3 große Nahrungsnetze auf die Frage nach dem Verhältnis zwischen Komplexität und Stabilität untersucht. Im ersten Teil dieses Kapitels wird an Nischennetzen untersucht, ob ein positives Verhältnis für diese Netze überhaupt möglich ist, während im zweiten Teil ein größerer Fokus auf empirische Parameterwerte gelegt wird. Die generalisierte Methode unterstützt die Untersuchungen in diesem Kapitel, beziehungsweise macht sie in diesem Umfang überhaupt erst möglich. Die Erweiterung von Nahrungsnetzen auf räumliche Netze und die somit erhaltenen *Netzwerke auf Netzwerke* sind Thema in Kapitel 4. Unterschiedliche Habitatanzahlungen mit teils großer Habitatanzahl werden auf ihre Stabilitätseinflüsse für große Netze untersucht. Die Definition der Stabilität erfolgt in diesem Kapitel über die Robustheit aber auch über die lineare Stabilität, was zu unterschiedlichen Ergebnissen führen kann. Kapitel 5 bietet eine analytische Untersuchung

einer Räuber-Beute-Dynamik auf zwei Habitaten. Im ersten Teil werden mehrere Szenarien über unterschiedliche Intervalle der generalisierten Parameter untersucht und Aussagen über die Korrelation mit der Stabilität getroffen. Im kleineren, letzten Teil wird auf das Auftreten von synchronen und antisynchronen Oszillationen eingegangen.

Eine Zusammenfassung der Erkenntnisse aus den vorherigen Abschnitten wird in Kapitel 6 präsentiert und um diverse mögliche Anknüpfungspunkte für weitere Arbeiten beziehungsweise diskussionswürdige Fragestellungen ergänzt.

In diesem Kapitel werden einige Grundlagen, unter anderem der theoretischen Ökologie, nochmal aufgegriffen. Gewisse Begrifflichkeiten und Themengebiete wurden bereits im vorangegangenen Kapitel erwähnt und werden nun in Bezug zu dieser Arbeit gestellt, da sie in den kommenden Kapiteln häufiger Verwendung finden.

Allgemeine Grundlagen zum Thema Nahrungsnetzwerke werden zu Beginn dieses Kapitels besprochen. Dazu gehören Modelle für die lokale Struktur der Nahrungsnetze und funktionale Zusammenhänge der lokalen Dynamik. Ein kurzer Einblick in die Analyse der lokalen Stabilität und die zugehörigen Änderungen der Stabilität durch Bifurkationen folgt darauf. Den Abschluss des Kapitels der Grundlagen bildet die Einführung der generalisierten Methode anhand eines kleinen Beispiels.

2.1 NAHRUNGSNETZMODELLE

Wie in der Einleitung erwähnt, sind Nahrungsnetze eine sehr gute Wahl, um ökologische Systeme auf Fragestellungen, wie die nach der Dynamik oder Speziesdiversität eines Systems, zu untersuchen. Basis der Nahrungsnetze sind trophische Interaktionen, die unter anderem durch Räuber-Beute Beziehungen beschrieben werden. Die Gesamtheit dieser Verknüpfung (*links*) der einzelnen Spezies untereinander bilden das Nahrungsnetz. Betrachtet man den Biomassenfluss der durch diese Jagdaktion erzeugt wird, lässt sich ein Nahrungsnetz durch einen gerichteten Graphen darstellen. Durch diese trophischen Links können trophische Level definiert werden, die im Fall dieser Arbeit durch den kürzesten Abstand zur Ressource dargestellt werden.

Oben erwähnte Interaktionen müssen den Spezies möglichst realistisch zugeordnet werden, wenn man darauf abzielt Strukturen oder Teilsysteme der Natur abzubilden. Im Laufe der Jahre wurden diverse stochastische Modelle entwickelt, um diverse topologische Charakteristika der Systeme besser darzustellen. Für gewisse Eigenschaften, wie z.B. die Länge von Nahrungsketten oder die Verteilung der Anzahl von Räuber und Beute, gelingt dies mit diesen Modellen deutlich besser als mit Zufallsnetzen. Unter anderem das Kaskadenmodell (*cascade model* [22, 21]) und das Nischenmodell (*niche model* [116]), als eine beliebte Auswahl, sind Modelle, die auf trophische Hierarchien oder phylogenetische Korrelationen beruhen. Zuletzt genannter stammesgeschichtlicher Ansatz geht auf die empirischen Erkenntnisse zu-

rück, dass sich enger verwandte Spezies auch mehr Räuber und Beuten teilen. Modelle, die insbesondere diesen Aspekt bei der Netzgenerierung berücksichtigen, sind das verschachtelte Hierarchie-Modell (*nested hierarchy model* [20]) sowie das Speziationsmodell (*speciation model*) und das Anpassungsmodell (*matching model*) von Rossberg et al. [105, 106].

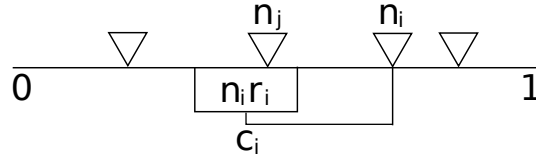


Abbildung 2.1: Skizze des Nischenmodells von Williams und Martinez [116]. Spezies j mit Nischenwert n_j ist Beute von Spezies i .

Die großen lokalen Nahrungsnetze in dieser Arbeit werden mit Hilfe des Nischennetzmodells konstruiert [116]. Die Spezies werden in diesem Netzwerk auf einer eindimensionalen Nischenachse angeordnet. Eine Jägerspezies i jagt alle Spezies j , die einen Nischenwert n_j (entspricht der Position auf der Nischenachse) im Fressbereich (*feeding range*) von Spezies i haben (siehe Abbildung 2.1), wobei hier Kannibalismus ausgeschlossen wird. Spezies, die keine Beute in ihrem Fressbereich haben, werden als Basalspezies bezeichnet, welche ihre Energie aus einem konstanten externen Ressourcenpool beziehen. Sie befinden sich somit auf trophischen Level 1. Um den Nährstoffeingang in das System in allen Realisierungen eines jeweiligen Kapitels vergleichbar zu halten [70], werden nur Nischennetze mit einer bestimmten Anzahl an Basalspezies untersucht. In Kapitel 3 sind fünf Spezies vorgegeben, um den Nährstoffeintrag für alle Realisierungen gleich zu halten. In Kapitel 4 dagegen werden $S/6$ Basalspezies als fester Anteil an der Gesamtzahl der Spezieszahl definiert. Die Parameter für das Nischenmodell werden so gewählt, dass der durchschnittliche Verknüpfungsgrad 0,15 (siehe in den entsprechenden Kapiteln Tabelle 3.1 oder 5.1) entspricht und für die letztendliche Analyse werden nur Netze aufgenommen, bei denen der Verknüpfungsgrad im Intervall $C \in [0,14; 0,16]$ liegt. Der Fressbereich einer Jägerspezies ist durch den Bereich $c_i \pm n_i r_i / 2$ um das Fresszentrum c_i definiert. Die Parameter n_i , c_i und r_i werden zufällig über Wahrscheinlichkeitsverteilungen auf festgelegten Intervallen bestimmt. Das Intervall $[0; 1]$ liefert die Werte für die Parameter n_i und r_i . Wohingegen c_i aus dem Intervall $[n_i r_i / 2; n_i]$ gewählt wird. Für das Ziehen von n_i und c_i bietet eine konstante Verteilung auf dem jeweiligen Intervall die Grundlage, während die Verteilung für die relative Breite r_i eine Beta-Verteilung $P(r|1, b) = b(1 - r)^{b-1}$ ist, bei der sich der Parameter b aus dem Verknüpfungsgrad C , anhand $b = (1 - 2C)/2C$, ergibt. Der Verknüpfungsgrad ist die Anzahl der realisierten Verknüpfungen geteilt

durch die Anzahl der möglichen Verknüpfungen (S^2 mit beziehungsweise $(S - 1)^2$ ohne Kannibalismus).

2.2 POPULATIONSDYNAMIK

Wie eingangs erwähnt, standen am Anfang der Populationsdynamik die Gleichungen von Lotka [78] und Volterra [114]. Ihre Gleichungen, in denen der Räuber N_2 die Beute N_1 frisst, sehen sinngemäß folgendermaßen aus:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1(t)}{dt} &= (+p_1 - q_1 N_2(t))N_1(t) \\ \frac{dN_2(t)}{dt} &= (-p_2 + q_2 N_1(t))N_2(t).\end{aligned}\tag{2.1}$$

Die Parameter definieren sich über die Geburten- bzw. Sterberate (p_1 bzw. p_2). Weiterhin beschreibt q_1 die Prädationsrate pro Jägerdichte und q_2 die Umsetzungsrate pro Beutedichte in Räuberdichte. Dieser grundlegende erste Ansatz wird im Weiteren mit mehr Details gefüllt und verallgemeinert.

An dieser Stelle ist zu erwähnen, dass die Menge einer bestimmten Spezies in der Literatur entweder durch die Biomasse der Speziespopulation oder über die Individuenzahl gegeben ist. Beide Varianten haben ihre Daseinsberechtigung, da sie je nach Fragestellungen und bekannten Kenngrößen des Systems praktikabler sein können. In dieser Arbeit wird generell von Biomassendichte einer Population gesprochen, auch wenn meist nur verkürzt Biomasse geschrieben wird. Dies ist kein Problem, da homogene Dichten und Habitate vorliegen. Es sei erwähnt, dass die Abhängigkeit von der Zeit, wie in Gleichung (2.1) angegeben, zwar weiter Bestandteil der folgenden Gleichungen ist, jedoch aus Gründen der Übersichtlichkeit nicht mehr in den Gleichung auftaucht.

Eine Erweiterung auf die Biomassendynamik von S interagierenden Spezies wird generell durch ein System von S gekoppelten gewöhnlichen Differentialgleichungen beschrieben. Hier wird der bioenergetische Ansatz verwendet, der von Yodzis und Innes [120] als ein Standardmodell für konventionelle Populationsdynamik entwickelt wurde [17, 16, 66, 53]. Die nichtlinearen Differentialgleichungen für die Biomassendichten $\mathbf{B} = (B_1, B_2, \dots, B_S)$ der einzelnen Spezies beinhalten Terme für (in der Reihenfolge aus Gleichung (2.2)) Nahrungsaufnahme, Verluste durch Prädation, Mortalität und Respiration, intraspezifische Konkurrenz:

$$\begin{aligned}\frac{dB_i}{dt} &= \lambda \sum_{j \in R_i} G_{ij}(\mathbf{B})B_j - \sum_{k \in C_i} G_{ki}(\mathbf{B})B_k \\ &\quad - \alpha_i B_i - \beta_i (B_i)^2.\end{aligned}\tag{2.2}$$

Die Mengen an Beute- und Räuberspezies von Spezies i werden mit R_i beziehungsweise C_i bezeichnet und gehen aus den Regeln des

Nischenmodells hervor. Der Parameter λ beschreibt die ökologische Effizienz und somit den Anteil an Biomasse, der von einer Beute in eigene Biomasse umgewandelt wird. Die Funktion G_{ij} ist die funktionelle Antwort, die die direkte Interaktion zwischen Räuber und Beuten beschreibt, d.h. die Rate mit der Beutebiomasse j durch Jägerbiomasse i umgesetzt wird. Sie wird weiter unten nochmal intensiver thematisiert. α_i fasst die Respiration (Atmung) und Mortalität, meist natürliche Mortalität mit linearen Zusammenhang, zusammen. Durch β_i wird die intraspezifische Konkurrenz beschrieben. Weiterhin können dadurch auch weitere dichteabhängige Effekte modelliert werden, wie z.B. Krankheiten, die sich natürlich bei hoher Dichte eher ausbreiten. Dieser quadratische Term ist ein einfaches Konzept der Selbstbeschränkung bei hohen Populationsdichten ohne genauere Verhaltensmechanismen zu berücksichtigen. Basalspezies haben generell eine konstante Wachstumsrate $q_i > \alpha_i$, die Primärproduktion modelliert und anstatt eines genauen Nahrungsaufnahmeterms in den Formeln enthalten sein kann. Ein Beispiel für q_i ist weiter unten, bei der Erklärung der funktionellen Antwort, angegeben. In Kombination mit der intraspezifischen Konkurrenz spricht man bei der Basalspezies von logistischem Wachstum mit einer Tragfähigkeit (*carrying capacity*) proportional zu $1/\beta_i$.

Für diese Arbeit ist es nötig, die Spezies in jedem Habitat u zu beschreiben und einen Migrationsterm \bar{M} hinzuzunehmen. Dieser beschreibt die Migration zwischen den einzelnen Habitaten. Mit Einführung der allometrischen Skalierung, eine genauere Beschreibung erfolgt in Kapitel 3, werden die Parameter massenabhängig gemacht und somit ist die Masse M_i einer Spezies i in den Gleichungen zu betrachten:

$$\begin{aligned} \frac{dB_i^u}{dt} = & \lambda \sum_{j \in R_i} G_{ij}(\mathbf{B}^u, M_i) B_j^u - \sum_{k \in C_i} G_{ki}(\mathbf{B}^u, M_k) B_k^u \\ & - \alpha_i(M_i) B_i^u - \beta_i(M_i) (B_i^u)^2 + \bar{M}_i^u(\mathbf{B}, \mathbf{M}). \end{aligned} \quad (2.3)$$

Diese sehr allgemeine Form von Gleichung (2.3) wird in den kommenden Kapiteln auf die jeweiligen Fragestellungen angepasst. In diesem Zusammenhang kann es zu kleineren Änderungen in der Notation kommen, die aber an den entsprechenden Stellen erwähnt werden.

2.3 FUNKTIONELLE ANTWORTEN

Die oben erwähnte funktionelle Antwort G_{ij} , die die lokalen trophischen Interaktionen, also hauptsächlich die Jagd zwischen Räuberspezies i und seiner Beute j beschreibt, findet sich in ihrer zuerst postulierten Form in Gleichung (2.1) wieder. Die Rate, mit der Beutebiomasse durch einen Prädator konsumiert wird, ist in diesem Fall durch einen linearen Zusammenhang mit der Beutedichte gegeben:

$$G_{ij}(B_j) = a_{ij} B_j. \quad (2.4)$$

Der Parameter a_{ij} ist die konstante Fangrate (*capture rate*) und ist durch die Begegnungs- und Überwältigungswahrscheinlichkeit gegeben. Für große Beutebiomassen ist dieser Ansatz in den meisten Fällen ungeeignet, da sich realistischerweise beim Räuber eine Sättigung einstellen sollte oder er nicht beliebig mehr aufnehmen kann.

Um diesen Sachverhalt einzubinden wurde die sogenannte Holling Typ 2 funktionelle Antwort formuliert [55]:

$$G_{ij}(\mathbf{B}) = \frac{a_{ij} f_{ij} B_j}{1 + \sum_{l \in R_i} a_{il} f_{il} h_{il} B_l}, \quad (2.5)$$

wobei a_{ij} die Beutefangrate (*capture rate, attack rate*), f_{ij} den anteiligen Aufwand für die Futtersuche (*foraging effort*), der in jede Beute investiert wird (in dieser Arbeit $f_{ij} = f_i = \frac{1}{\text{Anzahl der Beutespezies von Räuber } i}$), und h_{ij} die Handhabungszeit (*handling time*) beschreibt, die ein Räuber braucht, um mit einer Biomasseinheit der Beute fertig zu werden und diese zu verdauen. Die Parameter a_{ij} und h_{ij} werden in dieser Arbeit unabhängig von der Beute und somit nur vom Index i abhängig gemacht, da später eine Massenabhängigkeit eingeführt wird (siehe Kapitel 3). Werden wie in Kapitel 4 keine Massen betrachtet, fällt auch der eine Index weg und es liegt ein konstanter Parameter a beziehungsweise h vor. Da die Basalspezies auf eine konstante Ressource zugreifen, kann die konstante Wachstumsrate q_i der Basalspezies auch in der Form von Gleichung (2.5) geschrieben werden, indem man $q_i = a_i R / (1 + a_i h_i R)$ setzt und R das konstante Vorkommen der Ressource darstellt.

Wird die Rate $a_{ij} = \bar{a}_{ij} B_j$ ebenfalls in Bezug zur Beutebiomasse gesetzt, erhält man eine quadratische Abhängigkeit der funktionellen Antwort von der Beutebiomasse. Dies ist die sogenannte Holling Typ 3 funktionelle Antwort:

$$G_{ij}(\mathbf{B}) = \frac{a_{ij} f_{ij} B_j^2}{1 + \sum_{l \in R_i} a_{il} f_{il} h_{il} B_l^2}. \quad (2.6)$$

Dies führt in Abhängigkeit von der Beutebiomasse zu einem S-förmigen Verlauf, der quadratisch für sehr kleine Beutebiomassen startet, dann linear wird und schließlich in der Sättigung für große Beuten endet. Der empirisch beobachtete Effekt dahinter ist, dass kleine Beutepopulationen ihren Jägern durch ihr vereinzelteres Auftreten wieder entkommen können oder erst gar nicht gefunden werden. Für größere Biomassen der Beute ist der Verlauf äquivalent zu Holling Typ 2. Für diese funktionelle Antwort wurde gezeigt, dass eben diese Eigenschaften einen stabilisierenden Einfluss auf die Dynamik eines Systems haben können [102].

Die Holling Typ 3 Funktion wird in Kapitel 5 mitbetrachtet, während die Holling Typ 2 funktionelle Antwort in allen Kapitel genutzt wird.

2.4 LINEARE STABILITÄTSANALYSE UND BIFURKATIONEN

Ein zentraler Punkt in der hier vorliegenden Arbeit ist die Betrachtung der Dynamik eines Systems. Das einfachste vorliegende Langzeitverhalten ist das Erreichen eines Gleichgewichtszustandes aller Spezies. In diesem Fall findet keine weitere Änderung der Biomassen aller Spezies i mit der Zeit statt:

$$\frac{dB_i}{dt} = 0 \quad \forall i \in [1; S]. \quad (2.7)$$

Mathematisch gesehen ist Gleichung (2.7) keine ausreichende Bedingung für das beschriebene Phänomen. Hier ist das Verhalten bezüglich Störungen in nächster Umgebung um den Fixpunkt zu überprüfen. Entweder das System läuft asymptotisch in den Fixpunkt zurück oder es entfernt sich von diesem. Zur Berechnung der Stabilität ist die lineare Stabilitätsanalyse in der Umgebung eines Fixpunktes hinreichend. Dies führt zu dem folgenden linearisierten Satz an Gleichungen für die zeitliche Ableitung

$$\delta \dot{\mathbf{B}} = \mathbf{J}(\mathbf{B}^*) \cdot \delta \mathbf{B}, \quad (2.8)$$

wobei $\delta \mathbf{B}$ die Abweichung der Populationsgrößen vom Fixpunktwert und $\mathbf{J}(\mathbf{B}^*)$ die Jacobimatrix ist. Die Jacobimatrix steht für die Ableitung der rechten Seite der Populationsdynamikgleichungen nach den Populationsgrößen B_j am Fixpunkt:

$$J_{ij} = \left. \frac{\partial \dot{B}_i}{\partial B_j} \right|_*. \quad (2.9)$$

Wenn alle Eigenwerte der Jacobimatrix negative Realteile haben, nähern sich die Störungen asymptotisch der Null an und der Fixpunkt gilt als lokal stabil, da Biomassen in der Umgebung des Fixpunktes sich diesem annähern. Die Eigenwerte sind aufgrund der Tatsache, dass die Einträge der Jacobimatrix reell sind entweder auch reell oder komplex konjugierte Eigenwertpaare. Werden Parameter im System kontinuierlich (infinitesimal) geändert, so gilt dies auch für die Eigenwerte.

Erfolgt durch derartige Parameteränderung ein Nulldurchgang in einem Eigenwert(-paar) liegt eine Bifurkation vor. Bifurkationen beschreiben Änderungen im dynamischen Verhalten eines Systems. Geht man von einem stabilen System aus und ein reeller Eigenwert erfährt einen Vorzeichenwechsel, hat eine Sattel-Knoten Bifurkation stattgefunden. Für diesen Fall sind zwei Fixpunkte, ein stabiler und ein instabiler, am Punkt der Bifurkation zusammengestoßen und haben sich gegenseitig ausgelöscht. Für das System bedeutet das, dass sich der vormals stabile Fixpunkt, auf dem sich die Biomassen befunden haben, auflöst und das System in einen anderen Zustand (auf einen anderen Attraktor) übergeht, z.B. auf einen anderen Fixpunkt springt.

Bei diesem Ereignis können unter Umständen einzelne Spezies im System aussterben. Ändern sich Parameter zurück und die beiden Fixpunkte werden wieder erzeugt, kehrt das System jedoch nicht ohne weiteres auf den vorherigen Fixpunkt zurück, da sich das System nun auf einem anderen Attraktor befindet. Es hat einen kritischen Sprung vollzogen.

Für den Fall des komplex konjugierten Eigenwertpaars tritt eine sogenannte Hopfbifurkation auf. Diese Bifurkation ist durch die Notwendigkeit von zwei Eigenwerten auch erst in zwei Dimensionen, also in der hier vorliegenden Arbeit in Systemen mit zwei Spezies, möglich. Diese Bifurkation hat zwei unterschiedliche Szenarien. Zum einen entsteht beim Übergang vom stabilen zum instabilen Fixpunkt ein stabiler Orbit um eben diesen instabilen Fixpunkt (superkritische Hopfbifurkation). Dieses Szenario ist ein weit verbreitetes in der Ökologie und findet seine Nennung unter anderem im Zusammenhang mit dem *paradoxon of enrichment* [104], bei dem in einem Räuber-Beute System durch eine Erhöhung der Ressource ein Fixpunkt destabilisiert wird und eine Oszillation entsteht. Zum anderen kann eine subkritische Hopfbifurkation vorliegen, bei der beim Übergang zum instabilen Fixpunkt ein instabiler Orbit verschwindet. Diese Situation ist wieder als kritisch einzustufen, da sich das System aus der Umgebung entfernt und auf einen anderen Attraktor läuft.

Sowohl Sattel-Knoten Bifurkationen als auch Hopfbifurkationen werden als Bifurkationen von Kodimension 1 eingestuft. Fallen zwei Bifurkationen der Kodimension 1 in einem Punkt zusammen, liegen Bifurkationen der Kodimension 2 vor, die nicht Bestandteil dieser Arbeit sind. Es ist nur zu erwähnen das in der Umgebung solcher Bifurkationen meist komplexere Dynamik, bis hin zu chaotischen Verhalten auftreten kann [44].

2.5 GENERALISIERTE METHODE

Als abschließender Teil der Grundlagen wird die in dieser Arbeit angewandte generalisierte Methode an einem Beispielsystem eingeführt. Hier wurde ein Habitat mit einem Räuber-Beute System ausgewählt, um trotz der vorhandenen Einfachheit des Systems die weitreichenden Möglichkeiten dieser Methode aufzuzeigen.

Um sich, wie in der Einleitung beschrieben wurde, den Aufwand expliziter Populationsdynamik und die Sensitivität gegenüber genauen Termen zur Beschreibung einzelner Effekte zu sparen, bietet sich die generalisierte Methode an, welche von Gross et al. [42, 46] eingeführt und unter anderem auf diverse ökologische Fragestellungen angewendet wurde [44, 48, 47]. Hierbei liegt der Fokus auf der Stabilität von Fixpunkten und es lassen sich Aussagen über Bifurkationen der Kodimension 1 machen.

Zunächst wird ein allgemeines Paar an Gleichungen aufgestellt, welches die Dynamik beschreiben soll. Hierbei sind, wie eingangs erwähnt, keine ausformulierten Terme notwendig:

$$\begin{aligned}\dot{X} &= G(X) - M(X) - F(X, Y) \\ \dot{Y} &= \lambda F(X, Y) - D(Y).\end{aligned}\tag{2.10}$$

Dies ist ein sehr einfacher und allgemeiner Fall bei dem die Beute einen Wachstumsterm $G(X)$, einen Mortalitätsterm $M(X)$ und einen Jagdverlust $F(X, Y)$ hat. Der Jagdterm ist von beiden Spezies abhängig und koppelt die Gleichungen. Der Räuber nimmt die mit der ökologischen Effizienz λ skalierten Beute auf und hat auch einen Mortalitäts-term $D(Y)$, welcher durchaus unterschiedlich zu der Formulierung für die Beute sein kann.

Weiterhin wird angenommen, dass dieses System einen positiven Fixpunkt $(X^*, Y^*) > 0$ besitzt (es können auch mehrere sein). Somit kann das System aus Gleichung (2.10) auf diesen Fixpunkt normiert werden. Dies wird nicht nur für die Werte der Populationen, sondern auch für die Werte der Funktionen gemacht. Hier ist schon ein deutlicher Vorteil der generalisierten Methode gegenüber einer durchaus auch konventionell durchführbaren Analyse dieses Systems ersichtlich. Würde man bei einer expliziten Darstellung aller Terme einen Parameter ändern, müssten auch wieder die Fixpunkte neu bestimmt werden. Dies kann bei größeren Systemen oder komplizierten Funktionen ein erheblicher Aufwand sein.

$$X = X^*x \quad \Rightarrow x^* = 1 \quad ; \quad U(X) = \underbrace{U^*(X^*)}_{u^*} u(x) \quad \Rightarrow u^*(x^*) = 1 \tag{2.11}$$

Mit Hilfe dieser Beziehungen kann Gleichung (2.10) mit den normierten Variablen folgendermaßen geschrieben werden:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \frac{G^*}{X^*} g(x) - \frac{M^*}{X^*} m(x) - \frac{F^*}{X^*} f(x, y) \\ \dot{y} &= \frac{\lambda F^*}{Y^*} f(x, y) - \frac{D^*}{Y^*} d(y).\end{aligned}\tag{2.12}$$

Für die Betrachtung am Fixpunkt ist die linke Seite des Systems null zu setzen und auf der rechten Seite sind die Funktionen am Fixpunkt per Definition gleich eins. Hieraus ergeben sich folgende Beziehungen für die Werte des konventionellen System am Fixpunkt und dies definiert den ersten generalisierten Parameter:

$$\begin{aligned}\alpha^X &:= \frac{G^*}{X^*} = \frac{M^*}{X^*} + \frac{F^*}{X^*} \\ \alpha^Y &:= \frac{\lambda F^*}{Y^*} = \frac{D^*}{Y^*}.\end{aligned}\tag{2.13}$$

α^X beziehungsweise α^Y entsprechen dem Biomassenumsatz der jeweiligen Spezies am Fixpunkt. Dieser muss sowohl für die positiven

als auch die negativen Terme der jeweiligen Gleichungen den gleichen Wert haben, da ansonsten die Ableitung nach der Zeit nicht null wäre und kein Fixpunkt vorliegen würde. Der Parameter lässt sich somit auch als das Inverse der Lebensdauer betrachten.

Für die Beutespezies gibt es zwei Anteile zum Biomassenverlust. Um den jeweiligen Anteil zum Gesamtbiomassenverlust zu beschreiben, wird ein sogenannter Skalenparameter benötigt. In dem hier vorliegenden Fall beschreibt dieser Parameter den Anteil, der durch Jagdverlust (δ) und der durch Mortalität ($1 - \delta$) herbeigeführt wird.

$$\delta = \frac{1}{\alpha^X} \frac{F^*}{X^*} \quad ; \quad \tilde{\delta} = 1 - \delta = \frac{1}{\alpha^X} \frac{M^*}{X^*} \quad (2.14)$$

Mit Hilfe dieser neuen Parameter kann man das Gleichungssystem nun vollständig umschreiben.

$$\begin{aligned} \dot{x} &= \alpha^X [g(x) - (1 - \delta)m(x) - \delta f(x, y)] \\ \dot{y} &= \alpha^Y [f(x, y) - d(y)] \end{aligned} \quad (2.15)$$

Nun kann der definierte Fixpunkt dieses Systems $((x^*; y^*) = (1; 1))$ direkt untersucht werden. Hierzu wird die weiter oben beschriebene Methode der linearen Stabilitätsanalyse zur Hilfe genommen. Zur Aufstellung der Jacobimatrix wird, wie in Gleichung (2.9) angegeben, die rechte Seite des Gleichungssystems (2.15) nach den jeweiligen Variablen des Systems abgeleitet (allg.: $J_{ij} = \frac{\partial G_i}{\partial \text{Var}_j}$) und am Fixpunkt (sowohl Variablen als auch Funktionen sind gleich eins aufgrund der Normierung) untersucht.

Da die Funktionen allgemein gehalten sind, müssen an dieser Stelle für die Ableitungen weitere generalisierte Parameter eingeführt werden. Wie weiter unten gezeigt wird, sind diese Parameter jedoch sehr naheliegend mit biologischen Interpretationen zu versehen und ihnen können im weiteren Verlauf plausible Werte zugeordnet werden.

$$\phi := \left. \frac{\partial g(x)}{\partial x} \right|_* \quad ; \quad \mu^X := \left. \frac{\partial m(x)}{\partial x} \right|_* \quad ; \quad \mu^Y := \left. \frac{\partial d(y)}{\partial y} \right|_* \quad (2.16)$$

$$\gamma := \left. \frac{\partial f(x, y)}{\partial x} \right|_* \quad ; \quad \psi := \left. \frac{\partial f(x, y)}{\partial y} \right|_* \quad (2.17)$$

In der Arbeit von Yeakel et al. [118] erfolgt eine alternative Definition der Exponentenparameter als Elastizitäten über die Beziehung $\gamma := \left. \frac{\partial \log F(X, Y)}{\partial \log X} \right|_*$. Beide Definitionen lassen ein einfaches Verständnis der Parameterwahl zu. Für allgemeine Funktionen der Form $U(X) = QX^p$ liefern sie den Wert des Exponenten der Funktion, also in diesem Fall p , und unabhängig von den Werten von Q .

Im Folgenden werden die biologischen Interpretationen für die oben definierten Exponentenparameter dargelegt. Der Parameter ϕ

beschreibt die Sensitivität der Primärproduktion bezogen auf die Beute. Meist wird diese als linear angesehen und hätte somit den Wert $\phi = 1$. Je nach betrachteten Szenario können auch andere Werte plausibel sein. Ein weiterer Parameter ist das μ , welches für beide Spezies definiert ist und die Nichtlinearität in der Mortalität bezüglich der betrachteten Spezies bezeichnet. Hier können lineare Einflüsse aus Effekten wie dem natürlichen Sterben aber auch der Atmung einer Spezies einher gehen. Es sind aber auch dichteabhängige Effekte, wie z.B. Krankheiten oder Konkurrenz um Brutplätze, zu beachten. Hierfür würde der Parameter den Wert $\mu = 2$ haben und wenn eine Kombination aus mehreren Effekten vorliegt, ist ein Wert aus dem Intervall $[1;2]$ wahrscheinlich. Die Parameter γ und ψ beziehen sich auf die Jagdfunktionen und zeigen die Sensitivität bezogen auf Änderungen in der Beute- respektive Jägerbiomasse auf. Nimmt man beispielsweise eine Holling Typ 2 funktionelle Antwort an, ist $\gamma \in [0;1]$, wobei Werte in der Nähe von 1 für geringe Beutebiomassen stehen würden und ein dichteunabhängiges Verhalten ($\gamma = 0$) für große Werte der Beutebiomasse auftritt, da der Jäger nicht noch mehr Beute erlegen kann. Bei der Holling Typ 2 Dynamik ist keine spezielle Räuberkonkurrenz in der funktionellen Antwort verankert und somit ist $\psi = 1$. Sollten sich die Räuber direkt bei der Jagd stören, würde man $\psi < 1$ erwarten.

Mit den oben eingeführten Exponentenparametern erhält man die Jacobimatrix:

$$J = \begin{pmatrix} \alpha^X & 0 \\ 0 & \alpha^Y \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} \phi - (1 - \delta)\mu^X - \delta\gamma & -\delta\psi \\ \gamma & \psi - \mu^Y \end{pmatrix}. \quad (2.18)$$

Die Biomassenumsatzrate der Beute α^X kann genutzt werden, um die Zeit in Gleichung (2.15) zu reskalieren, was zu einer Reduzierung um einen Parameter führt. Statt der einzelnen Umsatzraten für die beiden Spezies erhält man somit einen neuen Parameter $\alpha := \frac{\alpha^Y}{\alpha^X}$, der das Verhältnis der beiden Umsatzraten zueinander darstellt. Dies führt zu neuen Gleichungen:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= [g(x) - (1 - \delta)m(x) - \delta f(x, y)] \\ \dot{y} &= \alpha[f(x, y) - d(y)] \end{aligned} \quad (2.19)$$

und

$$\begin{aligned} J &= \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \alpha \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \phi - (1 - \delta)\mu^X - \delta\gamma & -\delta\psi \\ \gamma & \psi - \mu^Y \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} \phi - (1 - \delta)\mu^X - \delta\gamma & -\delta\psi \\ \alpha\gamma & \alpha(\psi - \mu^Y) \end{pmatrix} \end{aligned} \quad (2.20)$$

Dieses Beispiel wird in Kapitel 5 aufgegriffen, um analytische Aussagen über dieses System zu machen, bevor eine Erweiterung auf zwei Habitats stattfindet.

KOMPLEXITÄT-STABILITÄTS-VERHÄLTNISSE IN GROSSEN NAHRUNGSNETZEN MIT REALISTISCHEN PARAMETERN

In diesem Kapitel wird die ökologische Anwendbarkeit der generalisierten Methode dahingehend erweitert, dass zuerst Bedingungen eingeführt werden, für die ein positiver Zusammenhang zwischen Komplexität (entweder als Spezieszahl oder als Verknüpfungsgrad gemessen) und dynamischer Stabilität von Populationen bei realistischer Netzwerktopologie vorherrscht. Die Topologie wird mit dem Nischenmodell [116] erzeugt, welches sich bewährt hat einigermaßen realistische Nahrungsnetze zu erzeugen. Danach werden Werte für die generalisierten Parameter aus konventionellen Gleichungen der Populationsdynamik bestimmt. Für die konventionellen Parameter der Dynamik existieren Abschätzungen (siehe Tabelle 3.1) aus experimentellen und empirischen Arbeiten. Weiterhin wird gezeigt, dass die auf diese Art hergeleiteten Parameterwerte in die Region des Parameterraums fallen, in dem ein positives Verhältnis zwischen Nahrungsnetzkomplexität und Stabilität möglich ist.

Dieses Kapitel ist unter dem Titel *Complexity–stability relations in generalized food-web models with realistic parameters* im *Journal of Theoretical Biology* im Jahr 2012 veröffentlicht worden [99].

3.1 ERGÄNZENDE INFORMATIONEN

Im Folgenden werden ergänzende Informationen für diesen Abschnitt beschrieben, die als Zusatz zu den weiter oben stehenden Grundlagen zu verstehen sind. Dies umfasst neben der Implementierung der allometrischen Skalierung der dynamischen Gleichungen mit den Körpermassen auch die Darstellung der generalisierten Parameter durch die Parameter der konventionellen Dynamik. Zum Teil werden in den Grundlagen angesprochene Punkte wieder aufgegriffen und in den hier genutzten Zusammenhang gebracht.

3.1.1 Allometrische Skalierung der konventionellen Nahrungsnetzdynamik

Wie oben erwähnt, bietet der Ansatz der allometrischen Skalierung die Möglichkeit massenabhängige Parameter beziehungsweise massenabhängige metabolische Raten zu definieren. Der funktionelle Zusammenhang eines Parameters mit der Masse ergibt sich zum Teil aus empirischen Messungen von metabolischen Raten und Interaktionsparametern [67, 17]. Dies bedeutet einfach erläutert, dass unter

anderem schwerere (größere) Spezies mehr Biomasse (Energie) benötigen. Der Bedarf bezogen auf einer Einheit des eigenen Gewichts ist jedoch kleiner als für kleinere Spezies.

Die Parameter a_i , h_i , α_i und β_i skalieren allometrisch mit der Körpermasse M_i einer Spezies i . Hierbei erfolgt die Skalierung, basierend auf diverser empirischen Arbeiten [95, 115, 17], nach den folgenden Potenzgesetzen:

$$a_i = aM_i^{-\frac{1}{4}}; h_i = hM_i^{\frac{1}{4}}; \alpha_i = \alpha M_i^{-\frac{1}{4}}; \beta_i = \beta M_i^{-\frac{1}{4}}. \quad (3.1)$$

Nutzt man diese Beziehungen und setzt diese in Gleichung (2.3) ein, erhält man eine durch Körpermassen beeinflusste Dynamik. Multipliziert man die Gleichung mit $M_i^{\frac{1}{4}}$ ist eine spätere Umschreibung für das generalisierte Modell einfacher durchzuführen und man erhält die folgende Gleichung für Änderungen in der Biomassendichte:

$$\begin{aligned} \frac{dB_i}{dt} M_i^{\frac{1}{4}} = & \lambda \sum_{j \in R_i} G_{ij}(\mathbf{B}) B_i - \sum_{k \in C_i} \left(\frac{M_i}{M_k} \right)^{\frac{1}{4}} G_{ki}(\mathbf{B}) B_k \\ & - \alpha B_i - \beta B_i^2 \end{aligned} \quad (3.2)$$

mit

$$G_{ij}(\mathbf{B}) = \frac{a_i f_i B_j}{1 + \sum_{l \in R_i} a_i f_i h_i B_l}. \quad (3.3)$$

Die Körpermasse der Spezies wird durch einen funktionellen Zusammenhang an den jeweiligen Nischenwert der Spezies gekoppelt. Der Zusammenhang stellt sich als $M_i = 10^{x \cdot n_i}$ dar, wobei n_i der Nischenwert von Spezies i ist und x ein Parameter ist, der die Veränderung der Körpermasse mit dem Nischenwert quantifiziert. Eine vernünftige Annahme für diesen Parameter ist $x = 8$, was bedeutet, dass das Verhältnis zwischen der größten und kleinsten Körpermasse zweier Spezies 10^8 ist. Dies beinhaltet zudem die Annahme, dass im Schnitt ein Räuber 100 mal größer als dessen Beute ist und maximal vier trophische Level beobachtet werden sollen [23, 14]. Die Körpermasse der Basalspezies wird auf $M_i = 10^0 = 1$ gesetzt.

3.1.2 Das generalisierte Nahrungsnetzmodell

Nun werden die Gleichungen (3.2) und (3.3) genutzt, um den Formalismus der generalisierten Modellierung anzuwenden, der von Gross und Feudel [46] eingeführt wurde. Die Biomassendichten B_i und die Funktionen U_i , die von den Biomassendichten abhängen, werden hierbei, wie schon in den Grundlagen dargestellt, normalisiert,

so dass ihr Fixpunktwert eins ergibt. Dies erfolgt durch Einführung der dimensionslosen Größen

$$b_i = \frac{B_i}{B_i^*} \quad ; \quad u_i(b_1, b_2, \dots, b_S) = \frac{U_i(B_1^* b_1, B_2^* b_2, \dots, B_S^* b_S)}{U_i^*}, \quad (3.4)$$

mit der Kurzschreibweise $U_i^* = U_i(B_1^*, B_2^*, \dots, B_S^*)$ für die Funktion am Fixpunkt.

Im Folgenden werden drei solcher Funktionen benötigt. Die erste beschreibt die Gesamtbiomassendichte der Beutespezies eines Räubers i und wird mit T_i bezeichnet, bzw. in der dimensionslosen Form $t_i = T_i/T_i^*$. Die zweite Funktion ist $g_i(t_i)$, was die dimensionslose Version des ersten Terms der rechten Seite von Gleichung (3.2) ist, d.h. der Biomassenzuwachs bedingt durch Ernährung. Als letztes werden alle weiteren Biomassenverluste, die nicht durch Prädation bedingt sind, durch $m_i(b_i)$ beschrieben. Somit werden die letzten beiden Terme der rechten Seite aus Gleichung (3.2) zusammengefasst. Sie enthalten Respiration, Hintergrundmortalität, Krankheiten und Konkurrenz um alle anderen Ressourcen außer Nahrung (z.B. Nistplätze).

Um zu zeigen wie die Elemente der Jacobimatrix aus den Populationsdynamikgleichungen abgeleitet werden, werden diese ausgehend von Gleichung (3.2) mit der funktionellen Antwort (3.3) hergeleitet. Kannibalismus wird in dieser Arbeit nicht beachtet und somit erhält jede Spezies einen Biomassenzuwachsterm, der entweder auf der Nahrungsaufnahme von Beutespezies oder Primärproduktion basiert. Letzterer wird durch eine logistische Wachstumsfunktion modelliert. Der negative quadratische Teil der Funktion, welcher die Tragfähigkeit (*carrying capacity*) enthält, gehört zum Mortalitätsterm. Mit diesen Vereinfachungen können die Elemente der Jacobimatrix als

$$J_{ij} = \tau_i \left[\vartheta_i \gamma_i \chi_{ij} - \delta_i \left(\rho_{ji} + \sum_{l=1}^S \rho_{li} (\gamma_l - 1) \chi_{lj} \right) \right] \quad (3.5)$$

und

$$J_{ii} = \tau_i \left[1 - (1 - \delta_i) \mu_i - \delta_i \left(\sum_{l=1}^S \rho_{li} [(\gamma_l - 1) \chi_{li} + 1] \right) \right] \quad (3.6)$$

geschrieben werden.

Die sieben Parameter in den Gleichungen (3.5) und (3.6) können als Skalenparameter und Exponentenparameter klassifiziert werden. Die Skalenparameter beschreiben die relativen Gewichtungen der Biomassen bzw. Biomassenströme oder erfassen die Zeitskalen. Dies sind die Parameter τ_i , ϑ_i , δ_i , ρ_{ji} und χ_{ji} . Die Exponentenparameter μ_i und γ_i beschreiben das Maß der Nichtlinearität der Funktionen m_i und g_i bezogen auf die normalisierten Biomassendichten b_i am Fixpunkt.

Nun sollen diese Parameter genauer beschrieben werden, um ein besseres Verständnis für deren biologische Interpretationen zu bekommen. Der Parameter τ_i bezieht sich auf die charakteristische Zeitskala der Populationsdynamik von Spezies i und beschreibt die Biomassenumsatzrate. Der Anteil an Biomassenzuwachs durch Jagen von Beuten und der Anteil an Biomassenverlust durch Bejagung einer Spezies i wird durch die Parameter ϑ_i und δ_i bezeichnet. Dies bedeutet, dass $(1 - \vartheta_i)$ den Anteil an Biomassenzuwachs durch Primärproduktion und $(1 - \delta_i)$ den Biomassenverlust durch andere Quellen außer Jagd darstellt. Der Parameter χ_{ij} gibt an wie groß der Anteil einer Population j zu der insgesamt zur Verfügung stehenden Menge an Beute von Spezies i ist. ρ_{ji} misst andererseits den relativen Beitrag von Spezies j zum Jagdverlust von Spezies i .

Die Skalenparameter können nun durch die Parameter des konventionellen Modells dargestellt werden:

$$\begin{aligned}
 \tau_i &= (\lambda q_i) + \left(\sum_{j \in R_i} \frac{\lambda a f_i B_j^*}{1 + \sum_{j' \in R_i} h a f_i B_{j'}^*} \right) \\
 &= \left(\sum_{k \in C_i} \left(\frac{M_i}{M_k} \right)^{\frac{1}{4}} \frac{a f_k B_k^*}{1 + \sum_{i' \in R_k} h a f_k B_{i'}^*} \right) + (\alpha + \beta B_i^*) \\
 \vartheta_i &= \frac{1}{\tau_i} \sum_{j \in R_i} \frac{\lambda a f_i B_j^*}{1 + \sum_{j' \in R_i} h a f_i B_{j'}^*} \\
 (1 - \vartheta_i) &= \frac{1}{\tau_i} \lambda q_i \\
 \delta_i &= \frac{1}{\tau_i} \sum_{k \in C_i} \left(\frac{M_i}{M_k} \right)^{\frac{1}{4}} \frac{a f_k B_k^*}{1 + \sum_{i' \in R_k} h a f_k B_{i'}^*} \\
 (1 - \delta_i) &= \frac{1}{\tau_i} (\alpha + \beta B_i^*) \\
 \chi_{ij} &= \frac{B_j}{\sum_{j' \in R_i} B_{j'}} \\
 \rho_{ji} &= \frac{1}{\tau_i \delta_i} \left(\frac{M_i}{M_j} \right)^{\frac{1}{4}} \frac{a f_j B_j^*}{1 + h a f_j T_j}
 \end{aligned}$$

Der Exponentenparameter μ_i beschreibt das Maß der Nichtlinearität der Mortalitätseffekte von Spezies i . Eine erste Annahme wäre den Wert aus dem Intervall $[1, 2]$ zu wählen. Der Wert $\mu_i = 1$ bedeutet, dass die Mortalität linear in b_i ist, so z.B. rein durch Atmung oder natürliches Sterben definiert ist. Im Gegensatz dazu steht $\mu_i = 2$ für dichteabhängige Effekte wie Krankheiten oder Konkurrenz. Ein Wert zwischen 1 und 2 impliziert, dass beide Arten am Fixpunkt eine Rolle spielen. Weiterhin sei γ_i die Sensitivität der Prädation gegenüber der Beutedichte. Es entspricht der Steigung der normalisierten funktionellen Antwort. In dieser Arbeit werden Werte in dem Intervall $[0; 1]$ angenommen, was den Bereich der Werte unter Annahme

einer Holling Typ 2 funktionellen Antwort entspricht. Sollte γ nahe eins gewählt sein, entspricht dies dem Fall, dass Beutebiomasse nur sehr spärlich vorhanden ist, während $\gamma = 0$ bedeutet, dass die Beute im Überfluss vorhanden ist und sich die funktionelle Antwort im Bereich der Sättigung befindet.

Die mathematischen Ausdrücke für die Exponentenparameter sind, wie schon in den Grundlagen beschrieben,

$$\mu_i := \left. \frac{\partial}{\partial b_i} m_i(b_i) \right|_* \quad (3.7)$$

und

$$\gamma_i := \left. \frac{\partial}{\partial t_i} g_{ij}(t_i) \right|_* . \quad (3.8)$$

3.2 BERECHNUNG DER STABILITÄT VON GENERALISIERTEN NAHRUNGSNETZEN

Zunächst wird untersucht wie die Stabilität von generalisierten Nahrungsnetzen in Abhängigkeit zu den generalisierten Parametern steht. Zu diesem Zweck werden Nischennetze mit fünf Basalspezies ($Z = 5$) konstruiert. Das Festsetzen der Anzahl an Basalspezies bewirkt, dass ein gleicher Energieinput für die Nahrungsnetze vorliegt, auch wenn sich diese anhand der Anzahl an Spezies oder Verknüpfungen unterscheiden sollten. Die sieben Parameter, die in den Gleichungen (3.5) und (3.6) verwendet werden, erfahren in diesem Abschnitt einige Einschränkungen, die im Folgenden erklärt werden.

Eine Spezies ist entweder eine Basalspezies mit Primärproduktion ($\vartheta_i = 0$) oder sie jagt ausschließlich andere Spezies ($\vartheta_i = 1$). Als Vereinfachung wird angenommen, dass jede Beutespezies j eines Jägers i den gleichen Anteil zu dessen Ernährung beiträgt. Dies führt dazu, dass χ_{ij} unabhängig von j angegeben werden kann und den Wert des Kehrwerts der vorhandenen Beutespezies von Räuber i hat. Ebenso wird angenommen, dass jeder Räuber i den selben Beitrag am Biomassenjagdverlust von Spezies j hat. Wie zuvor ist ρ_{ij} nicht von beiden Indizes abhängig und bestimmt durch die Inverse der Anzahl an Räubern von Spezies j . Weiterhin wird der Zeitskalenparameter $\tau_i = 1$ gesetzt, da keine größere Abhängigkeit zwischen dem Parameter τ_i und der durchschnittlichen Stabilität eines Nahrungsnetzes existiert, was unlängst für konventionelle Modelle gezeigt wurde [66].

Die übrigen Parameter werden aus einem angemessenen Bereich gewählt. Der Wert von δ_i wird aus dem Intervall $[0, 1)$ gewählt, da er den relativen Anteil an Biomassenverlust durch Bejagung beschreibt. Für Spitzenprädatoren, die per Definition keine Jäger haben, gilt $\delta_i = 0$. Ein Wert von $\delta_i = 1$ sagt aus, dass es keine Verluste aus dem Mortalitätsterm (Respiration, natürliches Sterben, Konkurrenz) gibt,

was in dieser Arbeit als unrealistischer Fall angesehen und deswegen ausgeschlossen wird. Der Exponentenparameter des Mortalitäts-term μ_i wird aus dem Intervall $[1,2]$ gewählt. Beide Parameter werden für drei verschiedene Werte untersucht, $\delta = \{1/3; 1/2; 2/3\}$ und $\mu = \{4/3; 3/2; 5/3\}$, was zu neun verschiedenen Parameterkombinationen für den noch offenen Parameter γ führt. Der Einfachheit halber wird in diesem Abschnitt angenommen, dass derselbe Parameter für unterschiedliche Spezies den gleichen Wert hat [48]. Im nächsten Teil wird berechnet inwieweit die Parameter von den trophischen Leveln abhängen und die Verteilungen dargestellt. Der Parameter γ , der die Nichtlinearität des Jagdterms bezogen auf die Beutedichte beschreibt, hängt teils sehr empfindlich von der Menge an verfügbarer Beute ab, welche sich kontinuierlich verändern könnte. Folglich wird γ in sehr kleinen Schritten (Schrittweite 0,01) zwischen 0 und 1 gewählt.

Für jedes Set an Parameterwerten werden zufällig 10000 Netzwerkstrukturen mittels des Nischenmodells generiert. Hierbei werden nur Netzwerke akzeptiert, welche keine abgetrennten Komponenten besitzen und die einen Verknüpfungsgrad besitzen, der nicht weiter als 0,01 von dem Zielwert Verknüpfungsgrad C abweicht. Die Eigenwerte der Jacobimatrix werden berechnet und wenn alle Eigenwerte einen negativen Realteil haben, gilt das Nahrungsnetz als stabil.

Um die Komplexität der Netze zu variieren, werden sowohl unterschiedliche Spezieszahlen, $S = \{20; 30; 40; 60\}$ bei einem festen Verknüpfungsgrad von $C = 0.15$, als auch verschiedene Verknüpfungsgrade, $C = \{0, 10; 0, 15; 0, 20; 0, 30\}$ für eine feste Spezieszahl von $S = 30$ untersucht.

Die Abbildungen 3.1 und 3.2 zeigen die Resultate dieser Berechnungen. Im Allgemeinen ist ein größerer Anteil an Nahrungsnetzen stabil, wenn die Mortalität durch nichtlineare Effekte, wie z.B. intraspezifische Konkurrenz (große Werte für μ), dominiert wird und diese Effekte einen größeren Anteil an dem Biomassenverlust eines Spezies haben (kleine Werte für δ). Das Produkt $(1 - \delta)\mu$ beschreibt die Wichtigkeit der Mortalität und ist der führende negative Termin in Gleichung (3.6). Negative Diagonalelemente in der Jacobimatrix sind ein essentieller Bestandteil für die lokale Stabilität von Nahrungsnetzen [109]. Dass die Nichtlinearität der Mortalität ein wichtiger Faktor zum Stabilisieren von Nahrungsnetzen ist, wurde auch von Gross et al. [44] hervorgehoben.

Weiterhin führt eine höhere Sensitivität der normierten Konsumrate g_{ij} bezüglich der Beutedichte b_j , d.h. höhere Werte für γ , zu einem größeren Anteil an lokal stabilen Nahrungsnetzen. Diese allgemeine Beobachtung wurde bereits von Gross et al. [43] getroffen, hier jedoch mit weiteren Ergebnissen ergänzt. Während eine Annäherung an $\gamma = 1$ in [43] stets mit mehr Stabilität verbunden war, wird in diesem Abschnitt aufgezeigt, dass für einige Kombinationen an generalisierten Parametern ein mittlerer Wert von γ die Nahrungsnet-

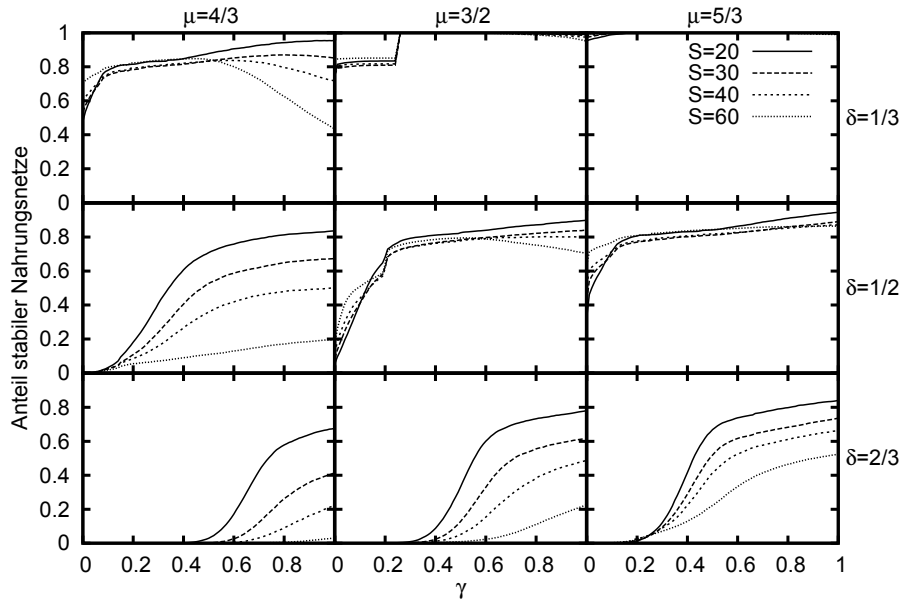


Abbildung 3.1: Anteil an stabilen Nahrungsnetzen für verschiedene Konfigurationen von δ und μ bei unterschiedlichen Werten für die Spezieszahl S . Der Parameter δ beschreibt den Anteil an Biomassenverlust, der durch Jagd hervorgerufen wird. Die Stärke der Dichteabhängigkeit des Mortalitätsterm wird durch μ beschrieben. Alle Graphen sind für $\gamma \in [0, 1]$ gezeigt, was der Steigung der normierten funktionellen Antwort entspricht.

ze am stabilsten sind. Dies gilt insbesondere für Nahrungsnetze mit hoher Komplexität. Außerdem hat die Sensitivität der Konsumrate bezüglich der Beutedichte einen qualitativen Einfluss auf das Verhältnis zwischen dem Verknüpfungsgrad des Nahrungsnetzes und der Stabilität. Die meisten Konfigurationen in Abbildung 3.2 zeigen ein positives Komplexitäts-Stabilitäts-Verhältnis für kleine Werte von γ , d.h. die Stabilität steigt mit steigendem Verknüpfungsgrad. Eine negative Komplexitäts-Stabilitäts-Beziehung liegt für hohe Werte von γ vor.

Ein Anstieg der Stabilität mit der Spezieszahl ist nicht so häufig wie mit steigendem Verknüpfungsgrad, was offensichtlich ist, wenn man Abbildungen 3.1 und 3.2 vergleicht, und nur bei kleinen Werten für γ erreicht wird. Dies stimmt mit bekannten Ergebnissen überein, die mit konventionellen Modellen erlangt wurden. Es ist wahrscheinlicher, dass die Stabilität mit der Komplexität, hier ist die Anzahl der Beuten pro Räuber gemeint, als mit einer Erhöhung der Gesamtspezieszahl ansteigt [113, 65].

Diese Ergebnisse, die man mittels des Formalismus der generalisierten Methode erhalten hat, stimmen auch mit solchen Erkenntnissen überein, die mit anderen Stabilitätskriterien erlangt wurden. Beispielsweise wurde der positive Effekt der dichteabhängigen Mortali-

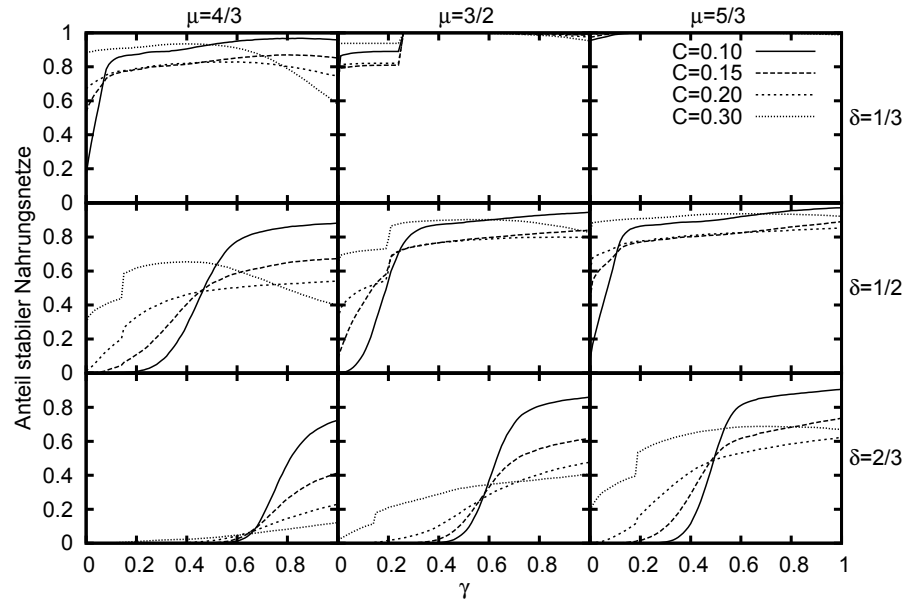


Abbildung 3.2: Anteil an stabilen Nahrungsnetzen für verschiedene Konfigurationen von δ und μ bei unterschiedlichen Werten für den Verknüpfungsgrad C . Der Parameter δ beschreibt den Anteil an Biomassenverlust, der durch Jagd hervorgerufen wird. Die Stärke der Dichteabhängigkeit des Mortalitätsterm wird durch μ beschrieben. Alle Graphen sind für $\gamma \in [0, 1]$ gezeigt, was der Steigung der normierten funktionellen Antwort entspricht.

tät auf die Stabilität eines Systems bereits von Kartascheff et al. [66] für verschiedene Nahrungsnetzmodelle (Zufalls-, Nischen-, Kaskaden-, verschachtelte Hierarchie- und Schichtennetze) gezeigt. Hierzu wurde die Netzwerkrobustheit (*network robustness*) ausgewertet, die den Anteil an Spezies angibt, der die Populationsdynamik nach einer langen Laufzeit überlebt hat. Schon davor wurde eine positive Komplexitäts-Stabilitäts-Beziehung der Robustheit (*robustness*) für Zufallsnetze mit einem genügend großen Vorrat an Ressourcen gezeigt [65], was mit den erarbeiteten Erkenntnissen übereinstimmt, dass ein kleiner Wert von γ , d.h. ein großer Beutevorrat im Fall einer Holling Typ 2 funktionellen Antwort, zu einem positiven Verhältnis zwischen Komplexität und Stabilität führt. Auch Ergebnisse von anderen Autoren können so interpretiert werden, dass man daraus folgern kann, dass kleine γ stabilisierend wirken. In einer Arbeit von Drossel und Uchida [113] wurde gezeigt, dass adaptives Verhalten zu einem positiven Komplexitäts-Stabilitäts-Verhältnis führen kann, wenn mit einer höheren Komplexität, mehr mögliche Beuten pro Spezies gemeint sind. Da adaptives Verhalten dazu führt, dass reichlich vorhandene Spezies mit höherer Priorität gejagt werden, ist dies eine Minderung von γ . McCann zeigt in seinem Paper über die dynamische Stabilität

von Nahrungsnetzen, dass eine Holling Typ 2 funktionelle Antwort zusammen mit schwachen Verknüpfungen einen stabilisierenden Effekt hat [86]. Um dies zu verdeutlichen, sei an dieser Stelle nochmal erwähnt, dass eine Holling Typ 2 funktionelle Antwort Werte im Intervall $\gamma = [0; 1]$ haben kann (im Gegensatz zu einer Lotka-Volterra funktionellen Antwort, bei der stets $\gamma = 1$ gilt) und die pro Kopf Konsumrate limitiert ist. Zusätzliche schwache Links, also Beutespezies denen nur wenig Aufmerksamkeit zuteil wird, da die Populationen oder Angriffsraten sehr gering sind, führen zu einem effektiven Anstieg von γ . Zusammen mit dem oben erwähnten stabilisierenden Effekt für sinkende γ erklärt das den großen Anteil an stabilen Nahrungsnetzen, der für mittlere Werte von γ beobachtet wird.

Ein auffälliges Merkmal einiger Kurven in den Abbildungen 3.1 und 3.2 ist der rapide Sprung in der Stabilität, der für große Werte von S und C deutlicher ausfällt. An diesen Stellen fällt bei der Berechnung der Eigenwerte der Jacobimatrix auf, dass einige Sattel-Knoten- oder Hopf-Bifurkationen in diesem Bereich für gewisse Parameterwerte von δ und μ nah beieinander auftreten. Das Vorkommen mehrfacher Bifurkationen in einem kleinen Parameterbereich wurde bereits von Gross et al. [44] für Nahrungsketten aufgezeigt.

Im nächsten Abschnitt werden die Werte der generalisierten Parameter von lokal stabilen Nahrungsnetzen aus der konventionellen Nahrungsnetzodynamik bestimmt, um einen generellen Eindruck über die realistischen Parameterbereiche des untersuchten Modells zu erhalten.

3.3 GENERALISIERTE PARAMETER BASIEREND AUF KONVENTIONELLER DYNAMIK

Bisher wurde für die allgemeinen Bedingungen, um dynamisch stabile Nahrungsnetze zu erhalten, angenommen, dass alle Spezies den selben Wert für die gleichen generalisierten Parameter haben. In diesem Kapitel wird untersucht, welche Werte für die generalisierten Parameter in realistischen Nahrungsnetzmodellen vorkommen und in welchem Maß sie zwischen den Spezies variieren. Zu diesem Zweck wird ein geeigneter Satz an Parametern für die Gleichungen (3.2) und (3.3) gewählt, welcher in Tabelle 3.1 zusammengefasst ist.

Tabelle 3.1: Realistische Werte für Parameter der konventionellen Standardnahrungsnetzgleichungen mit Holling Typ 2 Dynamik (Gleichungen (3.2) und (3.3)) zum Ermitteln des dynamischen Verhaltens [16, 53].

S	Z	C	a	λ	h	α	β	R
30	5	0,15	6	0,65	0,35	0,30	0,50	500

Es werden Nahrungsnetze mit Hilfe des Nischenmodells erzeugt, die nur aus einer Komponente bestehen und einen Verknüpfungsgrad von $C \pm 0,01$ aufweisen. Für Parameter der dynamischen Gleichungen (3.2) und (3.3) werden die realistischen Parameter aus Tabelle 3.1 genommen und mit diesen 10000 Netze erzeugt, die lokal stabil sind und maximal vier trophische Level haben. In dieser Arbeit wird als für einen Fixpunkt genügende Bedingung angenommen, dass die Summe der Beträge der relativen Änderungen in den Biomassendichten der einzelnen Spezies kleiner als 10^{-8} sei. Netze, die diese Bedingungen nicht erfüllen, werden verworfen.

Ein bestimmtes trophisches Level ist über den Abstand der vorliegenden Jagdverknüpfungen zu der externen Ressource, welche als Nahrungsquelle für die Basalspezies (trophisches Level 1) dient, definiert. Ein Großteil der Spezies ($\approx 57,6\%$) in solchen Netzen befinden sich auf trophischen Level 2. Trophisches Level 3 enthält ungefähr 24,9% aller Spezies und Level 4 circa 0,8%. Die gesuchten generalisierten Parameter ergeben sich aus den Biomassendichten am Fixpunkt für jedes einzelne Nahrungsnetz, welches die oben beschriebenen Bedingungen erfüllt.

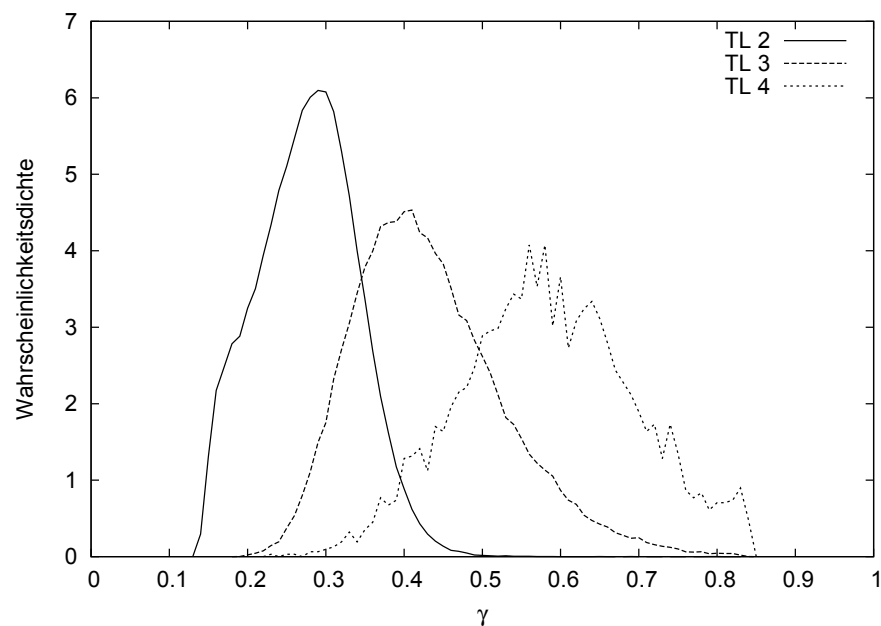


Abbildung 3.3: Die Wahrscheinlichkeitsverteilungen der Werte für γ unterteilt für die trophischen Level 2, 3 und 4. Die Kurven basieren auf die Berechnung von 10000 Nahrungsnetze mit je 30 Spezies.

Abbildung 3.3 zeigt die für jedes trophische Level separat berechnete Wahrscheinlichkeitsverteilung des Parameters γ , welcher die Sensitivität des Jagderfolgs bezüglich der Beutebiomassendichte angibt. Die Werte von γ erstrecken sich über einen großen Bereich zwischen

0,14 und 0,83 und der Mittelwert der einzelnen Verteilungen wächst mit dem zugrundeliegenden trophischen Level. Man beachte, dass die Basalspezies, also die auf trophischen Level 1, hier nicht dargestellt sind, da sie einen konstanten Wachstumsterm haben und somit würde eine Berechnung des Parameter γ keinen Sinn ergeben. Aufgrund des konstanten Wachstums wäre per allgemeiner Definition der Wert $\gamma = 0$ für alle Spezies anzunehmen, aber da hier Primärproduktion und keine Jagd vorliegt, wird dies nicht berücksichtigt.

Das Ansteigen von γ mit dem trophischen Level liegt an der Abhängigkeit von der vorhandenen Beutebiomasse,

$$\gamma_i = \frac{1}{1 + h a f_i T_i^*}, \quad (3.9)$$

was aus Gleichung (3.8) hergeleitet werden kann.

Abbildung 3.4 zeigt, dass die Biomasse am Fixpunkt mit dem trophischen Level sinkt. Dies liegt am Energieverlust, welcher von einem zum nächsten trophischen Level vorliegt. Ein offensichtlicher Grund hierfür ist die ökologische Effizienz λ , die kleiner als 1 gewählt ist und somit ein komplettes Umsetzen von Beute- in Räuberbiomasse ausschließt. Hieraus folgt, dass γ mit sinkender Beutebiomasse wächst, was im Mittel zu einem Wachsen von γ mit einem höheren trophischen Level der zugehörigen Beutespezies führt.

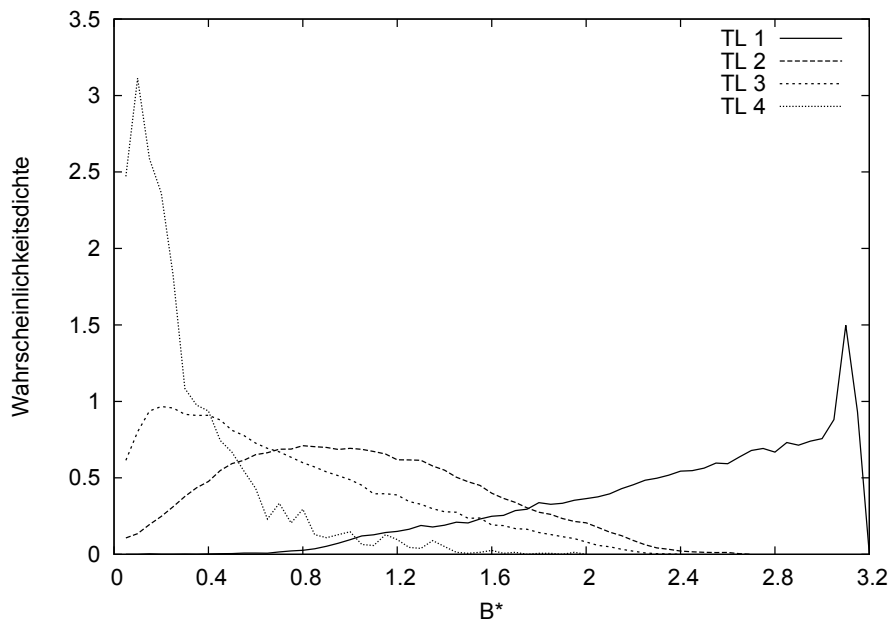


Abbildung 3.4: Wahrscheinlichkeitsverteilungen für die Biomassendichten am Fixpunkt B^* für die unterschiedlichen trophischen Level aus den Berechnungen für 10000 Netze mit je 30 Spezies.

Da sich die Mehrheit der Spezies auf trophischen Level 2 befinden, ist der Mittelwert über alle Level $\bar{\gamma} \approx 0.32$ geprägt durch die Werte

der Spezies für dieses vorherrschende Level. In Abbildung 3.2 des vorherigen Teils wurde gezeigt, dass dieser Wert von γ in einem Bereich liegt, der mit einem positiven Verhältnis zwischen Komplexität und Stabilität in Verbindung gebracht werden kann.

Für größere Spezieszahlen S wächst der Wert für $\bar{\gamma}$ ebenfalls, wenn die Anzahl an Basalspezies konstant gehalten wird. Dies liegt daran, dass der Energieinput in das System bei einer konstanten Ressource über die Anzahl an Basalspezies und die somit verbundene Primärproduktion definiert wird. Somit wird die Energie auf mehr Spezies verteilt, was bei mehr Spezies im Mittel zu einem geringeren Anteil pro Spezies führt. Wird die Anzahl der Basalspezies im Verhältnis mit der vorgegebenen Spezieszahl S erhöht, bleibt der Mittelwert $\bar{\gamma}$ annähernd konstant. Auch ein höherer Verknüpfungsgrad C lässt $\bar{\gamma}$ annähernd konstant.

Wie im vorherigen Teil gezeigt wurde, erhöht sich die Stabilität eines Nahrungsnetzes mit höheren Werten für das Produkt $(1 - \delta)\mu$, wobei δ der Anteil an Biomassenverlust durch Prädation und μ die Nichtlinearität der Mortalitätsfunktion ist. Die Wahrscheinlichkeitsverteilungen der beiden Parameter δ und μ sind in den Abbildungen 3.5 und 3.6 dargestellt. Ein Teil der Spezies hat den Wert $\delta_i = 0$, was bedeutet, dass diese Spezies keinen Biomassenverlust durch Jagd haben und somit Topprädatoren sind. Die Verteilung der Werte für δ auf trophischen Level 1 ist dominiert von kleinen Werten (der Mittelwert liegt nahe 0,2), während die Verteilung für die höheren trophischen Level sehr breit mit einem Mittelwert von circa 0,4 ist. Die Kurvenform der Verteilungen ist glockenförmig und annähernd gleich für alle trophischen Level größer 1. Der Grund für die kleinen Werte von δ auf trophischen Level 1 ist, dass die Biomassen der Basalspezies nahe der Sättigung sind und somit in erster Linie durch den quadratischen Term der Mortalität dominiert werden. Sie erreichen diese hohen Werte der Biomassendichten, da mit der Ressource ein konstant hoher Energieinput zur Verfügung steht. Die Basalspezies können demzufolge am Besten als Pflanzen ausgelegt werden, die ihre Energie aus dem Erdreich beziehungsweise der Sonne ziehen. Nimmt man nun das Mittel über alle trophischen Level erhält man $\bar{\delta} \approx 0.35$. Vergleicht man diesen Wert nun mit der Wahl im vorherigen Abschnitt, in dem drei unterschiedliche Werte für δ zwischen 0 und 1 gewählt wurden, wird klar, dass die Parameterkonfigurationen in der oberen Reihe ($\delta = 1/3$) den Abbildungen 3.1 und 3.2 am ähnlichsten zu den hier gefundenen Resultaten sind. Für diese Konfigurationen liegt ein hoher Anteil an stabilen Nahrungsnetzen ($\approx 80\%$) für fast alle Werte von γ und ein positives Komplexität-Stabilitäts-Verhältnis für kleine Werte von γ vor.

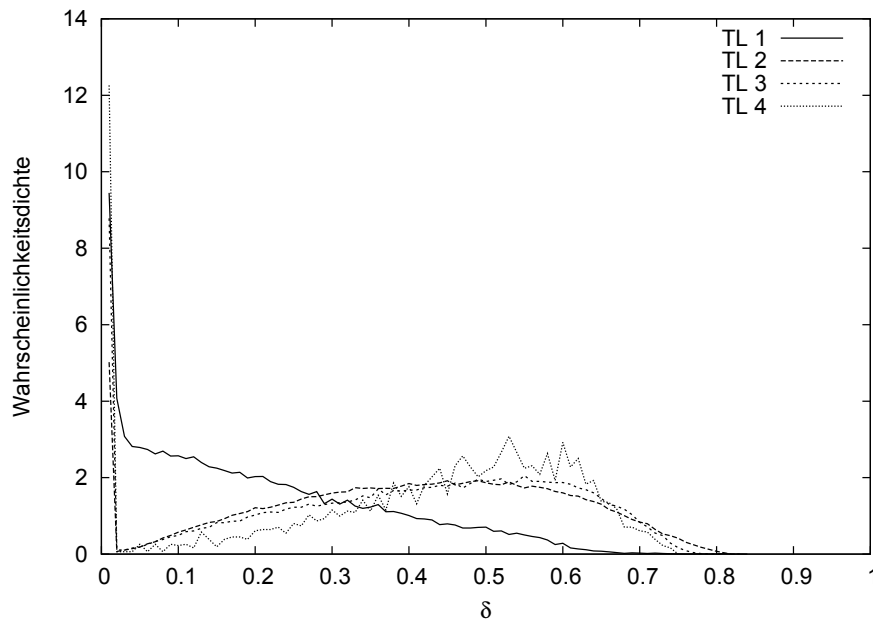


Abbildung 3.5: Wahrscheinlichkeitsverteilungen für die Werte von δ für die unterschiedlichen trophischen Level. Die Kurven basieren auf den Berechnungen für 10000 Netze mit je 30 Spezies.

Der Parameter μ hängt nur von der Biomasse von Spezies i ab und wird durch die Gleichung

$$\mu_i = 1 + \frac{\beta B_i^*}{\alpha + \beta B_i^*}, \quad (3.10)$$

beschrieben, welche sich aus Gleichung (3.7) herleitet. Die Verteilung der Biomassen wird in Abbildung 3.4 gezeigt. Wie in Abbildung 3.6 zu sehen ist, zeigen Spezies auf trophischen Level 1 meist hohe Werte von μ (max. $\mu_i = 1.84$), was für einen hohen Einfluss von dichteabhängigen Effekten spricht. Der Mittelwert von μ sinkt monoton mit dem trophischen Level, da die Durchschnittsbiomasse pro Spezies mit steigendem trophischen Level sinkt und dichteabhängige Effekte somit unwichtiger werden. Der Wert von μ sinkt mit steigenden C oder S , da die Populationsgrößen sinken. Die Erklärung ist hier ähnlich wie bei der Analyse von γ . Bei mehr Spezies (höheres S) muss sich die Energie, die durch die Basalspezies in das System gebracht wird, auf mehr Spezies verteilen und führt somit zu geringeren Biomassen. Im Vergleich zu γ , das für einen wachsenden Verknüpfungsgrad C annähernd konstant bleibt, sinkt das μ . Dies liegt daran, dass hier die Anzahl der Verknüpfungen im System erhöht werden und es deshalb nicht nur mehr Beuten, sondern auch mehr Jäger für eine Spezies im Mittel existieren. Da Biomasse auf dem Weg der Jagd verloren geht, was an der gewählten ökologischen Effizienz von $\lambda = 0,65$ liegt, sinken die Populationsgrößen.

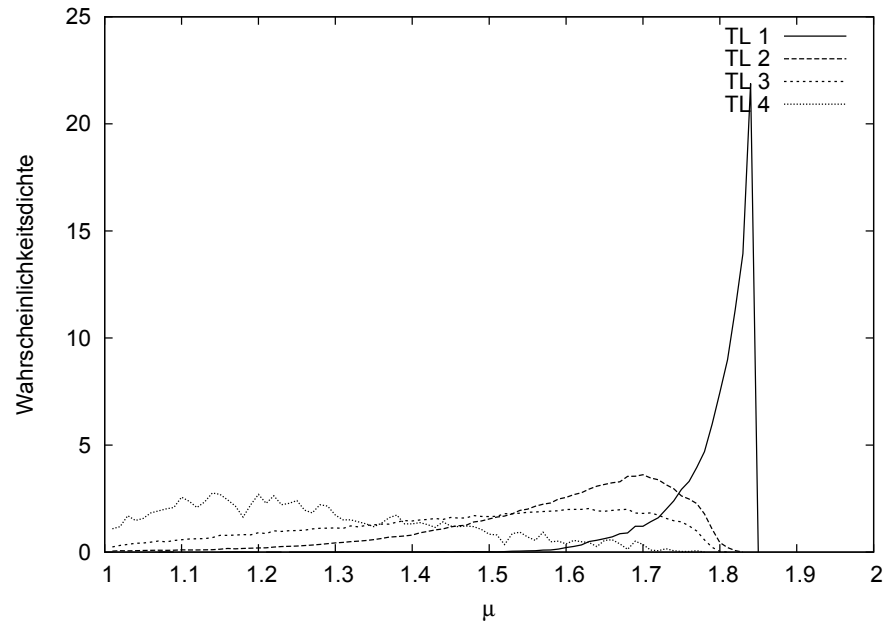


Abbildung 3.6: Wahrscheinlichkeitsverteilungen für die Werte von μ für die unterschiedlichen trophischen Level. Die Kurven basieren auf den Berechnungen für 10000 Netze mit je 30 Spezies.

Vergleicht man nun die berechneten Mittelwerte von μ für jedes trophische Level (1,78; 1,60; 1,50; 1,31 für die Level 1 bis 4) und den Gesamtdurchschnittswert $\bar{\mu} = 1,59$ mit den Abbildungen des letzten Abschnitts, dann sind simulierte Nahrungsnetze am Besten durch die beiden Spalten auf der rechten Seite in den Abbildungen 3.1 und 3.2 repräsentiert. Dort liegen die Werte $\mu = 3/2$ beziehungsweise $\mu = 5/3$. Gleichermassen wie für δ weiter oben dargelegt wurde, liegen auch für diese Parameterkonfigurationen ein hoher Anteil an stabilen Nahrungsnetzen ($\approx 80\%$) für einen breiten Bereich von Werten für γ vor. Für kleine Werte von γ ist erneut eine positive Komplexitäts-Stabilitäts-Beziehung vorhanden. Werden nun realistische Werte für δ und μ angenommen, sind die passenden Parameterkonfigurationen in den Abbildungen 3.1 und 3.2 in der oberen Reihe der rechten und mittleren Spalte gelegen. Der Anteil der stabilen Nahrungsnetze entspricht für diese Konfigurationen ungefähr 95%.

Es kann festgestellt werden, dass die generalisierten Parameter stark vom trophischen Level abhängen und breite Verteilungen aufweisen. Sowohl der Anstieg von γ und δ als auch das Sinken von μ mit dem trophischen Level, sind durch die geringeren Biomassen auf den höheren Leveln zu erklären. Auch wurde gezeigt, dass die typischen Werte der Parameter in Regionen zu finden sind, die mit einem hohen Anteil an stabilen Nahrungsnetzen in Verbindung gebracht werden können und zudem ein positives Komplexität-Stabilitäts-Verhältnis möglich ist.

Die Ergebnisse dieses Abschnitts zeigen, dass die Werte der generalisierten Parameter aus der Arbeit von Gross et al. [48] zu weniger stabilen Netzen führen, als solche, die in dieser Arbeit als realistisch eingeschätzt werden. Der Wert $\gamma = 0,95$ impliziert knappe Beutevorkommen, was zu einem negativen Komplexität-Stabilitäts-Verhältnis innerhalb der ganzen Arbeit führt. Die Wahl von $\delta = 0$ für Spitzenprädatoren und $\delta = 1$ für alle anderen Spezies bedeutet, dass Spezies, die keine Spitzenprädatoren sind, nur vernachlässigbar durch Respiration bzw. natürliche Mortalität und intraspezifische Konkurrenz beeinflusst werden. Dies führt zu einer weiteren Abnahme in der Anzahl der stabilen Nahrungsnetze im Vergleich zu den hier als realistisch eingeschätzten Parametern. Weiterhin wählen Gross et al. $\mu = 1$ für den sogenannten Abschlussexponenten (*exponent of closure*), der den Biomassenverlust für die Spitzenprädatoren reguliert. Durch diesen linearen Ansatz werden keine Konkurrenzeffekte betrachtet, was ebenfalls einen destabilisierenden Effekt hat. Der Grund für die von dieser Arbeit abweichende Wahl der Parameter durch Gross et al. [48] liegt in der Betrachtung von Marinesystemen und weiterhin darin, dass Biomasse in Form von Stickstoff definiert wird, was die limitierende Ressource ist. Lebenserhaltungskosten können für die meisten Spezies vernachlässigt werden, wenn Biomasse in Bezug auf Stickstoff betrachtet wird. Im Gegensatz dazu werden hier terrestrische Nahrungsnetze behandelt, bei denen sich die Biomasse auf Energie bezieht. Die hier gezeigten Resultate sind zulässig, wenn die Populationsdynamik nicht durch andere limitierende Ressourcen neben der Energie eingeschränkt wird.

3.4 DISKUSSION

Mit Hilfe des generalisierten Modells (*generalized modeling*), was auf der Berechnung der Stabilität von Fixpunkten der Populationsdynamik basiert, wurden allgemeine Konditionen für Nahrungsnetzstabilität und positive Komplexität-Stabilitäts-Verhältnisse aufgezeigt. Diese Bedingungen können in Form der Werte der generalisierten Parameter ausgedrückt werden, welche wiederum als allgemeine Angaben über die Nahrungsnetzeigenschaften verstanden werden können. Die generalisierten Parameter sind auch als Funktion der konventionellen Parameter beziehungsweise über funktionelle Zusammenhänge der expliziten Gleichungen der Populationsdynamik definiert. Sie sind jedoch auf keinen bestimmten Modellierungsansatz angewiesen, sondern beschreiben eine ganze Klasse von Systemen. Ein Beispiel hierfür ist der Parameter γ , der die Antwort der Jagdintensität auf die Beutedichte quantifiziert. Wird diesem Parameter der Wert 1 zugeordnet, kann dieser lineare Zusammenhang als Lotka-Volterra Dynamik interpretiert werden. Jedoch kann dieser Wert ebenso durch eine Holling Typ 2 Dynamik mit niedriger Beutedichte begründet sein.

Eine der Haupteigenschaften ist sicherlich, dass höhere dichteabhängige Mortalität (größeres μ) oder ein geringer Biomassenverlust durch Jagd (kleineres δ) die Stabilität erhöhen. Dies ist durch den selbstregulierenden Effekt (die Populationsgrößen explodieren nicht) der intraspezifischen Konkurrenz begründet, welcher ein Oszillieren der Populationen verhindert und auch den Jagddruck von der Beute einer Spezies nimmt. Weiterhin wurde ein allgemeines Ansteigen der Stabilität mit einem steigenden Wert von γ gezeigt. Diese Erkenntnis wurde schon vorher von Gross et al. [43] bei der detaillierten Untersuchung des Einflusses vom Parameter γ auf die Stabilität anhand unterschiedlicher funktioneller Antworten aufgezeigt. Dies liegt daran, dass ein größerer Wert für γ eine stärkere Antwort auf Änderungen in den Beutepopulationen bedeutet. Ein kleiner Wert für γ bedeutet eine kleine Sensitivität, was z.B. bei Holling Typ 2 für einen großen Energieinput in das System der Fall ist. Der auch vorliegende destabilisierende Effekt des Parameters γ ist bekannt als *paradox of enrichment*, frei übersetzt Anreicherungsparadoxon. Dieses Paradoxon wurde zuerst von Rosenzweig [104] beschrieben, welches aussagt, dass eine Anreicherung durch mehr Beute zu Oszillationen (aber nicht unbedingt zu Aussterbeereignissen) führen kann. Andererseits sinkt die Nahrungsnetzstabilität im Sinne der lokalen Stabilitätsanalyse bei zu großen γ für eine hohe Netzwerkkomplexität, also viele Spezies S oder bei vielen Verknüpfungen, was bei konstanten S den Verknüpfungsgrad C erhöht. Dies lässt sich z.B. anhand der Holling Typ 2 Dynamik verstehen, da in diesem Fall hohe Werte von γ für einen kleinen Energieinput in das System stehen, was bewirkt, dass es verteilt auf z.B. zu viele Spezies, zu einem zu geringen Input durch Aufnahmeverluste kommen kann und somit ein destabilisierender Effekt vorliegt. Nahrungsnetze mit hoher Komplexität sind am stabilsten für mittlere Werte von γ , für die die Verbrauchsrate der Jäger zum Teil gesättigt ist, was bedeutet dass die Räuberpopulation auf Veränderungen in den Beutedichten reagieren können und gleichzeitig der Energieinput in das Nahrungsnetz über die Basalspezies genügend groß ist. Der stabilisierende Effekt von einem ausreichend hohen Energieinput in das System wurde auch von Kartascheff et al. [65] gezeigt.

Aus den Abbildungen 3.1 und 3.2 ist eine positive Komplexitäts-Stabilitäts-Beziehung für geringe Werte von γ ersichtlich. Diese Beobachtung stimmt mit bisherigen Erkenntnissen [113, 65, 16, 66] überein, die aus Betrachtungen anderer Stabilitätskriterien für die Dynamik von konventionellen Nahrungsnetzen erlangt wurden. Diese Einigkeit kann dahingehend erklärt werden, dass die lokale Stabilität von Fixpunkten, welches mittels der generalisierten Methode untersucht wird, zu einem gewissen Grad mit der Dämpfung von Oszillationen in Verbindung gebracht werden kann. Das Dämpfen von Oszillationen verhindert das rapide Steigen und Fallen der Populationen einer

Spezies und somit in gewisser Weise auch die Möglichkeit unter eine definierte Aussterbeschwelle zu fallen, was diese Population aussterben lassen würde. Weiterhin wurde von Sinha und Sinha [107] gezeigt, dass das zuvor für die lokale Stabilität der Dynamik von biologischen Spezies formulierte May-Wigner Kriterium auch für Speziespersistenz gültig ist.

Im zweiten Teil dieses Abschnitts wurden die typischen Wertebereiche der generalisierten Parameter für realistische Nahrungsnetzmodelle mit Holling Typ 2 Dynamik berechnet. Für den Parameter γ zeigt sich ein Trend hin zu höheren Werten mit steigenden trophischen Level, wobei sich Gesamtmittelwert von $\bar{\gamma} = 0,32$ ergibt, der als mittlerer Wert einzustufen ist und mit höherer Stabilität korreliert ist. Solche Werte von γ implizieren, dass Beute mit genügend hoher Biomasse verfügbar ist und die Jäger ihre Energie über solch reichlich vorhandene Beute beziehen. Für Räuber auf höheren trophischen Leveln ist die Biomasse ihrer Beuten kleiner und somit ist es für die Stabilität des Nahrungsnetzes wichtig, dass sich diese Spezies von mehreren Beuten ernähren können. Daraus kann man folgern, dass der Verknüpfungsgrad C nicht zu klein sein darf.

In den hier behandelten realistischen Nahrungsnetzen wird eine allometrische Skalierung der metabolischen Raten mit der Körpermasse der jeweiligen Spezies angenommen. Diese allometrische Skalierung ist als stabilisierender Effekt bekannt, was durch die Reduzierung des Biomassenflusses von Beute zu Räuber auf höheren trophischen Leveln bedingt ist [16, 65]. Ohne allometrische Skalierung würden somit auch die Werte für den generalisierten Parameter γ bei höheren trophischen Leveln größer ausfallen, was dem effizienteren Umwandeln der Energie mit wachsender Körpermasse widersprechen würde.

Der generalisierte Parameter δ , welcher dem Anteil des Biomassenverlustes durch gejagt werden entspricht, hat eine breite Verteilung für alle trophischen Level bis auf Level 1, was sich auf die Basalspezies bezieht. Der Mittelwert ist $\bar{\delta} \leq 0,4$, was im Bereich der Werte ist, die zu hoher Nahrungsnetzstabilität führen. Die Werte für μ , welche dichteabhängigen Effekte für die Mortalität beschreiben, nehmen mit steigendem trophischen Level ab, was bedingt des geringeren Energieflusses auf höheren trophischen Leveln zu erwarten war. Dennoch spielen nichtlineare Effekte der Mortalität auf dem höchsten trophischen Level eine wichtige Rolle, was zur Stabilität der Nahrungsnetze beiträgt. Der Parameter μ wird auf diesem höchsten trophischen Level auch als Abschlussexponenten (*exponent of closure*) bezeichnet [44].

Neben der Erkenntnis, dass realistische Nahrungsnetzmodule einen hohen Grad an Stabilität aufzeigen, dienen die vorliegenden Ergebnisse für die typischen Werte der generalisierten Parameter als wichtige Vorgabe, die in zukünftigen generalisierten Untersuchungen genutzt werden kann. Bisherige Arbeiten mit der generalisierten Methode [48]

verfügten nicht über diese Informationen. Durch die Ergebnisse ist anzunehmen, dass es sogar möglich sei, anhand empirischer Überlegungen Rückschlüsse auf die generalisierten Parameter zu machen und so einige direkt festlegen zu können. Zum Beispiel gibt der Parameter δ den Anteil an Sterben durch Jagd wieder, was in Feld- und Laborstudien recht einfach zu bestimmen sein sollte. Es wäre ebenso erstrebenswert zu betrachten, wo sich die typischen Bereiche für Werte der generalisierten Parameter in umfangreicheren Nahrungsnetzmodellen befinden. Solche Modelle können als zusätzliche Aspekte Räuberbehinderung (*predator interference*), andere funktionelle Antworten (z.B. von Typ III) oder adaptive Futtersuche (*adaptive foraging*) beinhalten. Es ist zu erwarten, dass diese Effekte die Stabilität noch weiter erhöhen, da sie Oszillationen reduzieren.

Die Forschungsergebnisse dieser Arbeit besagen, dass der entscheidende stabilisierende Faktor ein mittlerer Wert des generalisierten Parameters γ ist, welcher dann erreicht wird, wenn der Gesamtenergieinput in das Nahrungsnetz groß genug ist. Dies bedeutet auch, dass die Einschränkungen von Ökosystemen durch menschliches Eingreifen eine gravierende Gefahr für die Nahrungsnetzstabilität darstellt, da meist die Gesamtmenge der Ressourcen, die dem untersten trophischen Level zur Verfügung stehen, reduziert werden. Solch eine Minderung ist am schädlichsten für große Nahrungsnetze, was letztendlich zu einem negativen Komplexität-Stabilitäts-Verhältnis führt.

Es kann somit gefolgert werden, dass die generalisierte Methode eine sehr leistungsstarke Werkzeug ist, um stabilisierende Faktoren für Ökosysteme zu finden. Dies liegt daran, dass die Methode unabhängig von einer detaillierten Modellierung der Eigenschaften des Systems funktioniert und einen sehr geringen Rechenaufwand benötigt, was Berechnungen für einen großen Parameterbereich und verschiedene Netzwerkstrukturen zulässt. Diese Methode kann auch benutzt werden, um verschiedene Arten an funktionellen Antworten und dynamischen Gleichungen anhand der Wertebereiche der jeweiligen generalisierten Parameter zu klassifizieren, die der bestimmende Faktor der Nahrungsnetzstabilität sind. Für eine gegebene Klasse an dynamischen Gleichungen kann die generalisierte Methode genutzt werden, um die generalisierten Parameter durch die originalen Parameter des konservativen Systems auszudrücken und somit Parameterbereiche zu identifizieren, für die die Nahrungsnetze stabil sind. Sollten demnächst zusätzlich direkte empirische Abschätzungen der generalisierten Parameter verfügbar sein, kann die generalisierte Methode ein universelles Werkzeug zur Beantwortung von Fragen zu den Themen Nahrungsnetzstabilität und dem Verhältnis zwischen Komplexität und Stabilität werden.

DER EINFLUSS VON DIFFUSION ZWISCHEN HABITATEN AUF DIE STABILITÄT GROSSER TROPHISCHER NAHRUNGSNETZE

In diesem Abschnitt werden räumliche und lokale Komplexität kombiniert und es wird eine systematische Untersuchung der Stabilität des Meta-Nahrungsnetzes, welches bis zu 60 Spezies und 20 Habitate enthält, präsentiert. Im Gegensatz zu der Arbeit von Haegeman und Loreau [49] werden in dieser Arbeit mehrere trophische Level untersucht aber keine Unterschiede zwischen den verschiedenen Modellierungsparametern für einzelne Habitate gemacht. Auf diese Art wird der alleinige Effekt der Migration auf die Stabilität und Diversität herausgearbeitet, ohne dass zusätzliche Inhomogenitäten Einflüsse haben. Zur Untersuchung stehen zwei verschiedene Arten an räumlicher Ausbreitung auf diversen Habitatanordnungen, die mittels zwei unterschiedlichen Konzepten der Stabilität untersucht werden. Das erste Stabilitätskriterium, welches auch verbreitet in der Literatur genutzt wird [15, 16, 70, 65, 53], ist die Robustheit, d.h. der Anteil an überlebenden Spezies nachdem die Populationsdynamik gestoppt wird. Der Vorteil der Robustheit ist, dass die Berechnung einfach ist und dass sie Informationen über die Fähigkeit des Systems eine Koexistenz vieler Spezies zuzulassen übermittelt.

Das zweite Stabilitätskonzept macht Aussagen über das Erreichen von Fixpunkten, was in einigen Arbeiten als Kriterium benutzt wird [83, 48, 99]. Hierbei wird die Wahrscheinlichkeit berechnet, dass die Populationsdynamik auf einem Fixpunkt (d.h. Gleichgewicht) endet.

Beide Stabilitätsmaße werden als Funktion der Migrationsrate, Habitatanzahl und Speziesanzahl berechnet. Die interessantesten Ergebnisse sind, dass intermediäre Ausbreitungsraten einen positiven Effekt auf die Speziespersistenz haben, während sie einen negativen Effekt auf das Vorkommen von Gleichgewichtszuständen haben. Dieser Effekt nimmt mit zunehmender Spezieszahl ab. Bei den unterschiedlichen Topologien zeigt die Sternentopologie einen stärker stabilisierenden Effekt auf, welcher mit steigender Habitatanzahl noch intensiver wird.

Dieses Kapitel findet sich auch in dem bereits im Jahr 2015 veröffentlichten Artikel *The effect of dispersal between patches on the stability of large trophic food webs* im Journal *Theoretical Ecology* wieder [98].

4.1 ERGÄNZENDE INFORMATIONEN

Die Untersuchungen in diesem Abschnitt gehen nach folgendem Ablauf vor: Zunächst wird ein Nahrungsnetz anhand des Nischenmodells konstruiert und auf alle Habitate platziert. Beginnend mit zufälligen Anfangswerten für die Populationsgrößen der einzelnen Spezies wird die Populationsdynamik berechnet, was auch Migration zwischen den einzelnen Habitat einschließt. Der durchschnittliche Anteil an überlebenden Spezies wird berechnet, nachdem das System einen Attraktor erreicht hat. Dies geschieht über eine Mittlung für sehr viele Wiederholungen. Ebenso wird die Wahrscheinlichkeit berechnet, dass dieser Attraktor ein Fixpunkt ist. Ein faktorieller Versuchsplan mit drei unterschiedlichen Werten für die Speziesanzahl S und die Habitatanzahl Y , sowie fünf verschiedene Habitat-Topologien und zwei Migrationsarten wird strukturiert durchgeführt. Im Folgenden wird das Modell genauer beschrieben.

4.1.1 Lokale Nahrungsnetzdynamik

In diesem Kapitel der Arbeit liegt der Fokus, wie oben bereits erwähnt, auf den Einflüssen der Migration für eine bekannte lokale Dynamik. In diesem Fall, wurde die Holling Typ 2 funktionelle Antwort gewählt, was Gleichung (2.3) für dieses Kapitel folgendermaßen umgesetzt:

$$\begin{aligned} \frac{dB_i^u(t)}{dt} = & \lambda \sum_{j \in R_i} \frac{af_i^u B_j^u}{1 + \sum_l af_l^u h B_l^u} B_i^u \\ & - \sum_{k \in C_i} \frac{af_k^u B_i^u}{1 + \sum_m af_m^u h B_m^u} B_k^u - \alpha B_i^u - \beta (B_i^u)^2 \\ & + \tilde{M}_i^u(\mathbf{B}). \end{aligned} \quad (4.1)$$

Die Terme beschreiben (in der Reihenfolge aus Gleichung (4.1)) Nahrungsaufnahme, Verluste durch Prädation, Mortalität und Respiration, intraspezifische Konkurrenz und Migration. Hier sind mit R_i und C_i die Mengen an Beutespezies, beziehungsweise Räuberspezies, von Spezies i definiert, die über die Regeln des Nischenmodells bestimmt sind. Der Parameter λ steht für die ökologische Effizienz, was die Umsetzungsquote von Beutebiomasse in eigene Biomasse beschreibt. In α sind linear negative Effekte wie Respiration (Atmung) und Mortalität enthalten. Zur Beschreibung von quadratischen Effekten, wie z.B. Konkurrenz oder Krankheiten, die die Populationsgröße beschränken, dient der Parameter β .

Die Wahl der Parameter ist in Tabelle 4.1 zusammengefasst und wie im vorherigen Kapitel aus der Arbeit von Heckmann et al. [53] übernommen. Sie basieren auf experimentellen und empirischen Erkenntnissen. Da das Überleben von Spezies bei implementierter allo-

metrischer Skalierung hoch ist, wird bei diesen Modellierungen darauf verzichtet, was bedeutet, dass allen Spezies die gleichen Parameter zugeordnet werden. Auf diese Weise soll der reine Effekt der Migration auf die Nahrungsnetzstabilität sichtbar gemacht werden. Dennoch wurden alle Simulationen ebenfalls mit allometrischer Skalierung untersucht, um zu verifizieren, dass die gefunden Trends, der ansteigenden und fallenden Kurven, wie sie weiter unten besprochen werden, auch im Falle der allometrischen Skalierung gelten.

Tabelle 4.1: Die realistischen Werte der konventionellen Standardnahrungsnetzgleichungen mit Holling Typ 2 Dynamik (Gleichung (4.1)) zum Ermitteln des dynamischen Verhaltens [16, 53].

C	a	λ	h	α	β	R
0.15 ± 0.01	6	0.65	0.35	0.30	0.50	500

4.1.2 Funktionale Form der Migration

Der Migrationsterm in Gleichung (4.1) ist in seiner allgemeinsten Form beschrieben durch den Term

$$M_i^u(\mathbf{B}) = d \sum_{v \in L_u} (\xi^{uv} B_i^v - \xi^{vu} B_i^u), \quad (4.2)$$

wobei L_u die Menge der mit Habitat u verbundenen Habitats, ξ^{uv} das Gewicht der Migrationsverknüpfung von Habitat v in das Habitat u und $d\xi^{uv}$ die Migrationsrate aus Habitat v in das Habitat u beschreibt. Der Parameter d wird von nun an als Migrationsstärke bezeichnet. Gleichung (4.2) beschreibt eine zufällige Migration mit allgemeinen Gewichten.

In dieser Arbeit werden zwei unterschiedliche Varianten für die Wahl der Verknüpfungsgewichte betrachtet. Auf der einen Seite werden die Migrationsraten für alle Verknüpfungen gleich gewählt, d.h. alle ξ^{uv} werden auf 1 gesetzt, was zu dem folgenden Migrationsterm führt:

$$M_i^u(\mathbf{B}) = d \sum_v (B_i^v - B_i^u). \quad (4.3)$$

Die Art der Migration wird als *linkwise* bezeichnet.

Auf der anderen Seite wird die *patchwise* Migration betrachtet, bei der die Migrationsraten, die Wege aus dem selben Habitat heraus beschreiben, gleich sind und in Summe auch gleich der Summe jedes anderen Habitats. Hieraus kann für den formalen Ausdruck abge-

leitet werden, dass $\xi^{uv} = 1/z_u$ entspricht, wobei z_u die Anzahl an Verknüpfungen des Habitats u ist, die Summe $\sum_v \xi^{uv} = 1$ ist und

$$M_i^u(\mathbf{B}) = -dB_i^u + d \sum_v \xi^{uv} B_i^v = d \left(\sum_v \xi^{uv} B_i^v - B_i^u \right). \quad (4.4)$$

Dies führt zu unterschiedlichen Flüssen im Netz für die beiden Richtungen zwischen zwei Habitaten mit unterschiedlicher Verknüpfungszahl, was bedeutet $\xi^{uv} \neq \xi^{vu}$. Somit ist es klar, dass stationäre Biomassendichten in einem solchen System von Habitaten unterschiedlich sein müssen.

Die beiden vorgestellten Arten der Migration lassen sich als unterschiedliche individuelle Migrationsverhaltensweisen erklären. Angenommen das Habitat besteht aus einem Tal in den Bergen und die Verknüpfungen sind tiefliegende Wege zu anderen Tälern. Eine Migration nach dem Typ *linkwise* liegt vor, wenn sich die Individuen zufällig im Tal bewegen und zufällig auf die Verbindungswege treffen, wobei die Wahrscheinlichkeit für alle in diesem Habitat vorkommenden Wege gleich ist. Die Anzahl an migrierenden Individuen ist somit proportional zu den vorhandenen Wegen, die aus einem Tal hinaus führen. Für den Fall der weiteren Migrationsart vom Typ *patchwise* wird angenommen, dass die Population zu einem gewissen Anteil aus besonders abenteuerlustigen und migrationsbereiten Individuen besteht. Diese wandern durch jeden Weg den sie finden können, wohingegen der Rest als sesshaft anzusehen ist. In diesem Fall ist die Anzahl der migrierenden Individuen unabhängig von der Anzahl an bestehenden Wegen, wenn jedes abenteuerlustige Individuum immer einen Weg findet.

4.1.3 Habitatanordnung

Es werden im Folgenden fünf verschiedene Topologien für die Anordnung der Habitate genutzt, welche in Abbildung 4.1 zu sehen sind.

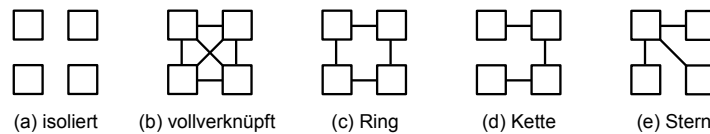


Abbildung 4.1: Verschiedene räumliche Topologien, die in dieser Arbeit untersucht werden.

Die getrennte / isolierte Topologie (a) repräsentiert den Fall ohne Migration. Die vollverknüpfte (b) und die Ring-Topologie (c) haben für jedes ihrer Habitate die gleiche Verknüpfungszahl. Dies bedeutet, dass für diese Topologien kein größerer Unterschied zwischen den

beiden Migrationsarten vorhanden ist. Im Gegensatz dazu hat die Ketten-Topologie (d) an beiden Enden nur eine Verknüpfung, während alle anderen Habitate zwei haben und die Sternen-Topologie (e) das zentrale Habitat (Zentrum), dass $Y - 1$ Verknüpfungen hat, während die anderen Habitate (Satelliten) jeweils nur eine Verknüpfung haben. Mit Y ist hier die Gesamtanzahl an Habitaten in einem System bezeichnet.

4.1.4 Aufbau der Berechnungen

Das vorliegende Modell wurde für variierende Speziesanzahl $S \in \{18; 30; 60\}$, Habitatanzahl $Y \in \{5; 10; 20\}$, Migrationsstärke $d \in [10^{-7}, 10^1]$, beide Migrationsarten (*linkwise*, *patchwise*) und fünf Netzwerktopologien der Habitate (getrennt, Kette, Ring, vollverknüpft, Stern) berechnet. Zur Bildung eines Mittelwertes für die Auswertung interessanter Kenngrößen wurden 1000 Läufe gemittelt, bei denen die initiierten Nischennetze auf den Habitaten innerhalb eines Laufs gleich angesetzt wurden. Die Anfangsbiomasse jeder Spezies auf jedem einzelnen Patch entspringt dem Intervall $[10^{-7}, 10^{-1}]$ und ist aus diesem zufällig gezogen. Der obere Wert des Intervalls wurde so gewählt, dass die Robustheit für ein isoliertes Habitat unter den gewählten Parametern maximal ist.

Zur Berechnung der Robustheit wurde nach einer langen Laufzeit ($t = 8000$) der durchschnittliche Anteil an überlebenden Spezies berechnet. Als zweites Stabilitätskriterium diente die Wahrscheinlichkeit, dass eine Spezies nach Ablauf der Dynamik auf einem Fixpunkt angekommen ist. Dies wurde angenommen, wenn der Unterschied zwischen minimaler und maximaler Biomasse jeder Spezies für einen genügend langen Zeitraum ($\Delta t = 200$) am Ende der Berechnung kleiner als 10^{-4}) ist.

4.2 ERGEBNISSE

4.2.1 Robustheit

Abbildung 4.2 zeigt die Robustheit für Migration vom Typ *linkwise* (oben) und *patchwise* (unten). Zunächst soll die *linkwise* Migration besprochen werden. Für sehr kleine Migrationsraten nimmt die Robustheit den Wert eines isolierten Habitats an, welcher im Bereich von $2/3$ ist. Dies bedeutet, dass in einem isolierten Habitat $1/3$ aller Spezies aussterben.

Mit steigender Migrationsrate erhöht sich auch die Robustheit und erreicht im Bereich von $d \approx 10^{-3}$ ein Maximum. Dieses Maximum der Robustheit wird kleiner (bzw. die Differenz zwischen dem Maximum und der Wert für den isolierten Fall), wenn die Spezieszahl S erhöht wird. So liegt es für $S = 18$ noch bei einem Anstieg von 0,04, jedoch

bei $S = 30$ nur noch bei 0,01 und für $S = 60$ gar bei 0,003. Dies bedeutet, dass die durchschnittliche Anzahl an Spezies die durch Migration gerettet werden für $S = 18$ unter 0,8 und für $S = 60$ unter 0,2 ist. Im Gegensatz dazu steigt die Gesamtanzahl an aussterbenden Spezies mit der Spezieszahl S . Diese Daten implizieren, dass je größer ein Netzwerk und somit auch die Anzahl an aussterbenden Spezies, desto kleiner ist die Wahrscheinlichkeit, dass eine Spezies durch Migration von einem anderen Habitat heraus gerettet werden kann.

Der Anstieg in der Robustheit wird kaum von der Habitatanzahl Y oder der vorliegenden Topologie beeinflusst. Es liegt eine kleine Verschiebung zu höheren Migrationsraten für steigende Habitatanzahl Y vor, ausgenommen die vollverknüpfte Topologie, bei der eine Verschiebung zu kleineren Migrationsraten vorliegt. Diese Verschiebung ist größer, wenn das System aus mehr Habitaten zusammengesetzt ist. Der Grund ist, dass für die vollverknüpfte Topologie mit Migration vom Typ *linkwise* die Anzahl an Individuen, die von einem anderen Habitat kommend in ein bestimmtes Habitat migrieren, proportional zu $Y - 1$ ist, womit sich die effektive Migrationsrate als $(Y - 1) * d$ schreiben lässt. Das Robustheitsmaximum für eine variierende Anzahl an Habitaten sollte somit für gleiche Werte von $(Y - 1) * d$ auftreten, was oben beobachtete Verschiebung des erwähnten Maximums erklärt.

Die Robustheit sinkt sobald sich die Migrationsrate der Rate der Populationsdynamik ($d \geq 10^{-2}$) annähert, da sich die Habitate verstärkt synchronisieren. Im Grenzwert der unendlich schnellen Migration, bzw. einer unendlich hohen Migrationsrate, verteilen sich alle Populationen instantan so über alle Habitate, dass für die *linkwise* Migration jede Population auf allen Habitaten die gleiche Größe aufweist. Im Gegensatz hierzu erreichen wir bei der Migration vom Typ *patchwise* eine Verteilung, die $z_u B_i^v = z_v B_i^u$ erfüllt. Das Verhalten des Systems lässt sich für die Migration vom Typ *linkwise* mit dem eines großen Habitats approximieren, wobei die Robustheit eine wenig höher als bei den isolierten Habitaten ist. Dieser Unterschied in der Robustheit ist darin begründet, dass durch den augenblicklichen Ausgleich der Anfangsbedingungen zum Beginn der Dynamik de facto keine Gleichverteilung der Anfangswerte der Populationsgrößen vorhanden ist, sondern je nach Anzahl der Habitate, eine Häufung um den Mittelwert von 0,05 vorliegt.

Um die Abhängigkeit der Robustheit gegenüber anderen Modellparameter neben der Spezieszahl S und der Habitatzahl Y zu untersuchen, wurde das Parameterset für den mittleren Graphen in Abbildung 4.2 herangezogen ($S = 30$, $Y = 10$) und alle weiteren Parameter (C , a , λ , h , α , β , R) einzeln nacheinander mit einem Faktor von 2 multipliziert und dividiert. Der generelle Trend ist weiterhin gleich zu den bereits dargestellten Kurven, jedoch weist der positive Einfluss der Migration für verschiedene Parameter unterschiedlich hohe

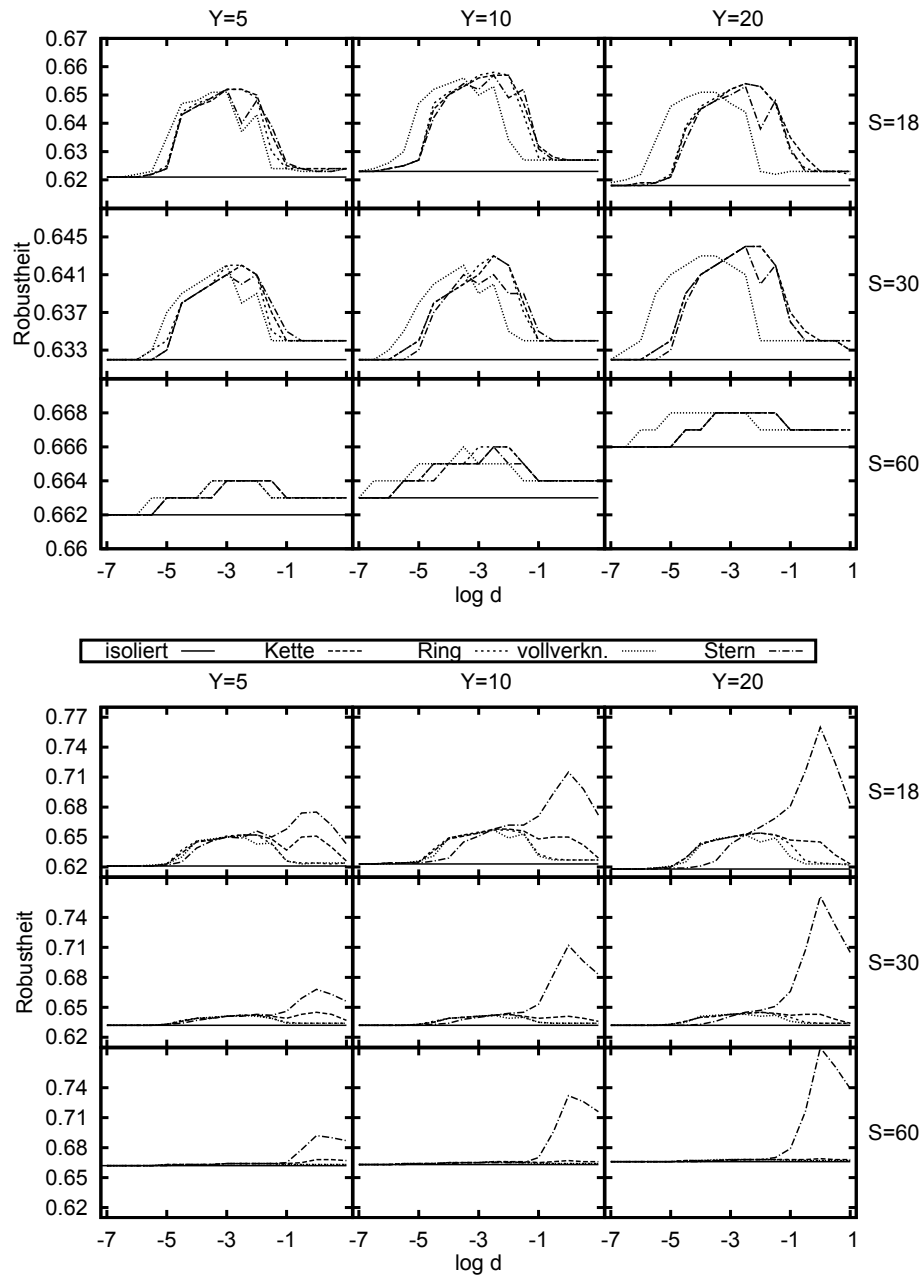


Abbildung 4.2: Robustheit (d.h. Anteil an überlebenden Spezies) als Funktion der Migrationsstärke d (logarithmisch skaliert) für alle Topologien mit Spezieszahlen $S \in \{18; 30; 60\}$ und Habitatzahlen $Y \in \{5; 10; 20\}$. Die Art der Migration ist *linkwise* (oben) oder *patchwise* (unten).

prozentuale Werte auf. So ist der Robustheitsanstieg sehr sensitiv gegenüber den Werten für die Parameter α und β . Zum Beispiel bei β , also dem Wert für den dichteabhängigen Biomassenverlust, der nicht durch Jagd initiiert ist (z.B. Konkurrent oder Krankheiten), ist der maximale Robustheitsanstieg für Migration vom Typ *linkwise* entweder 0% oder 10%, je nachdem ob β mit 2 dividiert oder multipliziert wird.

Für Migration vom Typ *patchwise* ist der Robustheitsanstieg für kleine Migrationsraten ähnlich wie im Falle der Migration vom Typ *linkwise*. Da die Migrationsraten $d\xi_{uv}$ im Mittel kleiner sind, ist der Peak bzw. das Maximum des Anstiegs der Robustheitskurve leicht nach rechts verschoben. Die Ketten- und die Sternentopologie zeigen zudem einen weiteren Anstieg in der Robustheit auf, was für einen Wert von $d \simeq 1$ der Fall ist. Dies ist dreimal so hoch wie der Wert des Parameters α . Hieraus kann man ableiten, dass die Zeitskala der Migration für diesen Wert dreimal so schnell wie die Biomassenverlustrate ist. Die beiden Topologien unterscheiden sich von den anderen Topologien dahingehend, dass sie eine unterschiedliche Anzahl an Verknüpfungen für unterschiedliche Habitate aufweisen. Das führt zu verschiedenen Biomassendichten in unterschiedlichen Habitaten, genauer gesagt mehr Biomasse wenn die Habitate mehr Verknüpfungen haben und gleichzeitig liegt eine Verminderung der Gesamtbiomasse pro Habitat vor. Solch eine ungleiche Biomassenverteilung scheint einen stabilisierenden Effekt zu haben, da Habitate mit mehr Biomasse (aufgrund höherer Einwanderung) als Biomassenreservoirs dienen können, in denen Spezies unwahrscheinlicher aussterben. Dieser Effekt ist für die Kettentopologie deutlich geringer als für die Sternentopologie. Im Grenzwert unendlich schneller Migration ist bei der Kettentopologie in jedem der beiden Endhabitate die Hälfte der Biomasse die in jedem anderen Habitat verfügbar ist. Da der Anteil der Biomasse, die sich in den Endhabitaten befindet, im Vergleich zur Gesamtbiomasse mit zunehmender Kettenlänge abnimmt, nimmt der Robustheitsanstieg im Bereich von $d \simeq 1$ ebenfalls ab und der zweite Anstieg, der für z.B. fünf Habitate ($Y = 5$) deutlich zu erkennen ist, verschwindet für größere Habitatzahlen.

Für die Sternentopologie liegt im Grenzwert unendlich schneller Migration ein Zustand vor, bei dem die Hälfte der Gesamtbiomasse im zentralen Habitat versammelt ist und sich der Rest auf die umliegenden Nachbarhabitate (Satelliten) verteilt. Somit liegt ein sehr großes Reservoir vor, was zu einem deutlichen Anstieg in der Robustheit führen kann. Mit einer steigenden Anzahl an Habitaten Y steigt die Gesamtbiomasse im System (somit auch im zentralen Habitat) und für diese Topologie auch das Maximum der Robustheitskurve. Diese Aussage gilt solange es nicht durch die vorliegende Verteilung zu einem Unterschreiten der Aussterbeschwelle in den Satellitenhabitaten kommt, da dort mit steigendem Y immer weniger Biomasse vorhanden ist. Für eine Migrationsstärke größer als 1 sinkt die Ro-

bustheit auch für die Sterntopologie. Die Werte für den Grenzwert unendlich schneller Migration für 30 Spezies pro Habitat sind 0,659 für $Y = 5$, 0,679 für $Y = 10$ und 0,691 für $Y = 20$. Diese Werte liegen deutlich über den Werten, die für die Migration vom Typ *linkwise* an selbiger Stelle berechnet werden können.

4.2.2 Wahrscheinlichkeit des Erreichens eines Fixpunktes

Als nächstes wird als weiteres Stabilitätskriterium berechnet, wie hoch die Wahrscheinlichkeit ist dynamisch einen Fixpunkt zu erreichen. Oft ist es so, dass unterschiedliche Stabilitätskriterien zu ähnlichen Ergebnissen für große Nahrungsnetze führen [83, 107, 48, 99]. Im Folgenden sind einige interessante Abweichungen von dieser allgemeinen Beobachtung am vorliegenden Modell aufgezeigt. Abbildung 4.3 zeigt die Wahrscheinlichkeit, dass die Dynamik einen Fixpunkt erreicht (und nicht einen oszillierenden Attraktor), sowohl für Migration vom Typ *linkwise* (oben), als auch vom Typ *patchwise* (unten). Zunächst wird der Fall der Migration für eine konstante Rate entlang aller Verknüpfungen, d.h. *linkwise*, diskutiert.

Abweichungen von den Werten, die sich für die getrennte Topologie ergeben, werden ab Werten für die Migrationsrate von $d > 10^{-5}$ sichtbar. Der Trend ist nun jedoch entgegengesetzt zu dem für die Robustheit, also sinkt die Wahrscheinlichkeit, dass das System einen Fixpunkt erreicht mit ansteigender Migrationsrate. Dies kann nicht an der Änderung der Anzahl an Fixpunkten des Systems liegen, da die Fixpunkte des getrennten Habitatsystems stets Fixpunkte des verbundenen Systems für Migration vom Typ *linkwise* sind. Stattdessen müssen sich die Einzugsbereiche der Fixpunkte verändern bzw. verkleinert haben oder die Fixpunkte sind in den verbundenen Systemen instabil geworden. Erklärt werden kann dies durch den Fakt, dass mit der Kopplung der Habitate die Dimension des Phasenraums erhöht wird und somit mehr Trajektorien, die zu einer komplexen Dynamik gehören, sowie höherdimensionale Attraktoren erzeugt werden. Überlagert zu dieser Senke in der Fixpunkt Wahrscheinlichkeit ist ein Anstieg an den asymptotischen Wert für eine unendliche Migrationsrate zu erkennen. Wie oben bereits erwähnt, bildet der Grenzfall der unendlich hohen Migrationsrate (*linkwise*) eine Ein-Habitat Situation ab, bei der eine engere Wahrscheinlichkeitsverteilung der Startbiomassen zu Grunde gelegt wird. Die Daten zeigen, dass in diesem Fall (mit den gewählten Parametern) engere Verteilungen zu einem Anstieg in der Wahrscheinlichkeit des Erreichens eines Fixpunktes führen.

Der destabilisierende Effekt der Migration für dieses Stabilitätskriterium ist mit steigender Habitatanzahl Y leicht größer. Deutlich interessanter ist der Zusammenhang mit der Speziesanzahl S . Die Senke in der Wahrscheinlichkeitskurve verschwindet für große S und die Kurven für unterschiedliche Topologien ähneln sich zusehends (ab-

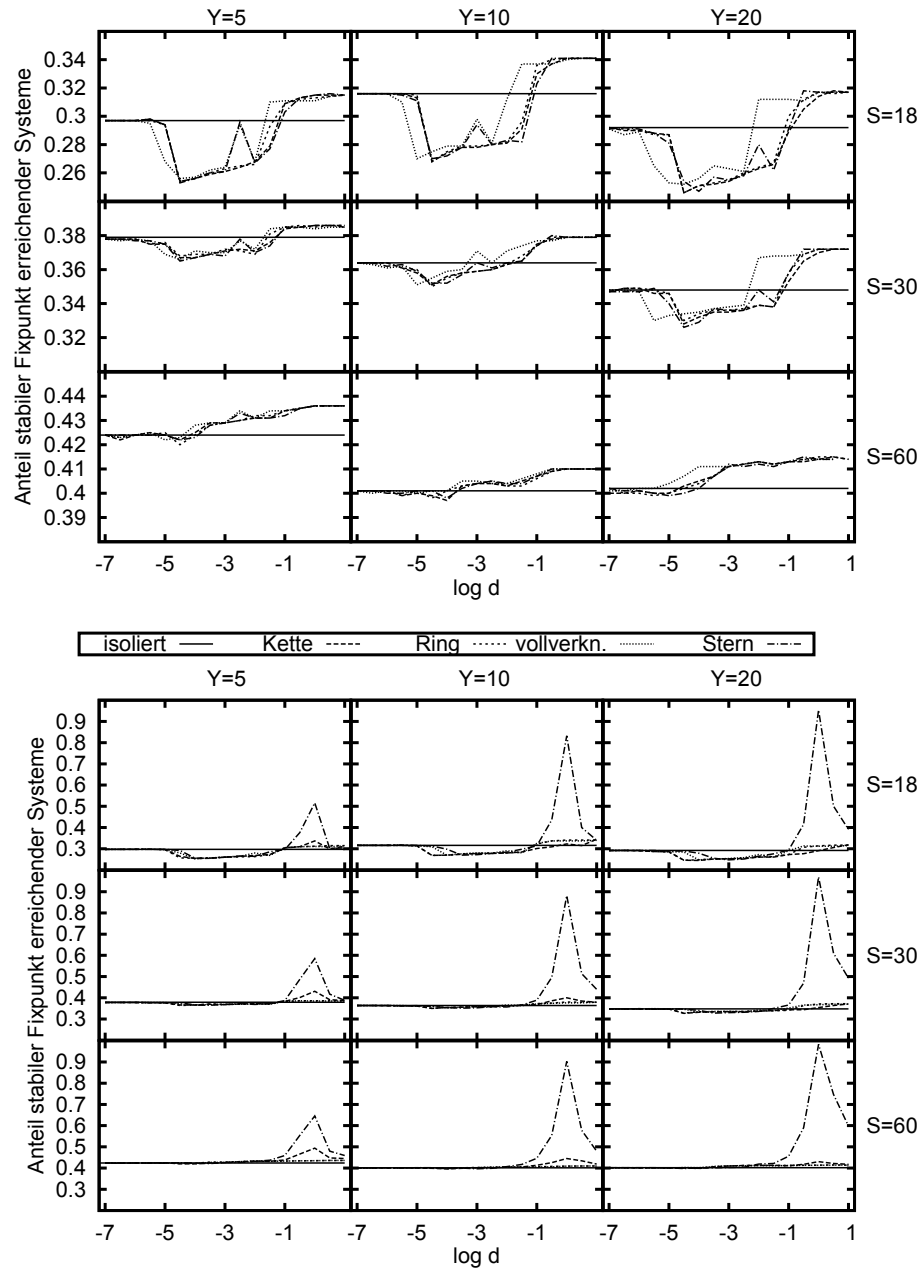


Abbildung 4.3: Die Wahrscheinlichkeit einen Fixpunkt zu erreichen als Funktion der Migrationsstärke d (logarithmisch skaliert) für alle Topologien mit Spezieszahlen $S \in \{18; 30; 60\}$ und Habitatzahlen $Y \in \{5; 10; 20\}$. Die Art der Migration ist *linkwise* (oben) oder *patchwise* (unten).

gesehen von der bereits erwähnten Verschiebung nach links für die Kurve der vollverknüpften Topologie). Dies bedeutet, dass das komplexe dynamische Verhalten für kleine Migrationsraten weniger relevant für größere Nahrungsnetze ist.

Mit Migration vom Typ *patchwise* ergibt sich erneut für die Sternentopologie und im deutlich geringeren Maße für die Kettentopologie ein Maximum im Bereich von $d = 1$. Mit steigender Anzahl an Habitaten Y steigt auch der Wert des Maximums und scheint sich 1 anzunähern. Dies bedeutet, dass vor allem die Sterntopologie Oszillationen dämpft und dazu führt, dass die Dynamik auf einen Fixpunkt läuft. Dieser Effekt tritt für diesen Parameterbereich sogar schon bei einem minimalen Nahrungsnetz von $S = 2$, d.h. einem Räuber-Beute-System, auf. Ein ausgewähltes Beispielsystem, welches im isolierten Fall oszilliert, kann in diesem Wertebereich für die Migrationsrate auf einen stabilen Fixpunkt gebracht werden.

Die Wahrscheinlichkeit einen Fixpunkt zu erreichen, wurde, wie auch für die Robustheit durchgeführt, gegen die Variation aller anderer Parameter des Systems untersucht. Wie schon im vorherigen Abschnitt reagiert das System sehr sensitiv auf die Parameter α und β . Je größer der Anstieg in der Robustheit für einen Parameter ist, desto tiefer ist die Senke in der Wahrscheinlichkeit einen Fixpunkt zu erreichen. Es überleben folglich mehr Spezies, dennoch oszillieren die Populationen.

4.2.3 Analyse

Die Daten für die Robustheit und die Wahrscheinlichkeit einen Fixpunkt zu erreichen werfen einige Fragen auf, die im Folgenden genauer betrachtet werden. Diese Fragen betreffen den Mechanismus hinter dem Robustheitsanstieg, der Grund für seine Kleinheit und die Gründe für den gegensätzlichen Trend für die Wahrscheinlichkeit des Erreichens eines Fixpunktes. Dieser Abschnitt beschränkt sich auf die Migration vom Typ *linkwise*.

Der erste Grund für den Anstieg in der Robustheitskurve nach Einsetzen der Migration ist der sogenannte Rettungseffekt (*rescue effect*) [18]. Populationen, die aufgrund ungünstiger Anfangsbiomassen ohne Migration aussterben würden, können durch Einwanderung aus den Nachbarhabitaten während der Startphase der Computersimulationen überleben. Der Rettungseffekt wird in Abbildung 4.4 illustriert, welche die Dynamik eines ausgewählten Spezies in drei unterschiedlichen Habitaten aufzeigt. Für sehr kleine Migrationsraten stirbt die Spezies in einem der Habitate aus, kann aber bei höheren Migrationsraten durch Immigration aus anderen Habitaten gerettet werden. Die Abbildung zeigt wie in diesem Fall die Populationsdynamik der drei Habitate vollständig synchronisiert und dies schon sobald die Migrationsrate einen Wert um $d = 0,1$ erreicht. Generell sind die hier

behandelten Systeme für $d > 0,1$ synchronisiert, was in Abbildung 4.6 durch die gepunktet-gestrichelte Kurve verdeutlicht wird. In dieser Darstellung ist die Wahrscheinlichkeit als Funktion der Migrationsrate dafür angegeben, dass alle Spezies eines Systems über alle Habitats synchronisieren. In diesem Fall findet eine Mittlung über 1000 Systeme mit 18 Spezies und fünf Habitats statt.

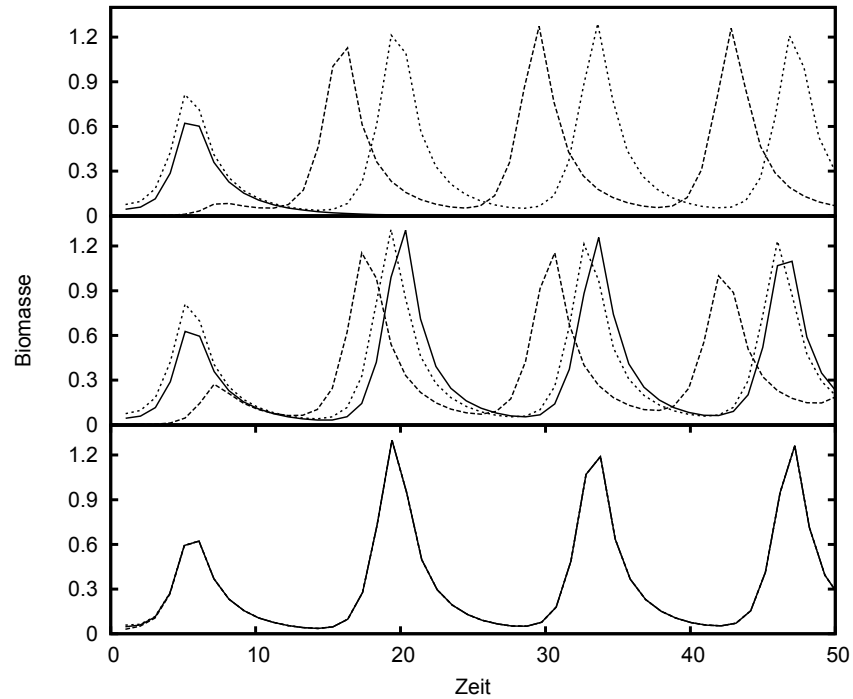


Abbildung 4.4: Zeitreihen der gleichen Spezies auf drei verschiedenen Habitats eines Systems mit $S = 18$, $Y = 10$, vollverknüpfter Topologie und Migration vom Typ *linkwise*. Die durchgeführte Migrationsrate beträgt $d = 10^{-5}$ (oben), 10^{-3} (mitte) und 10^{-1} (unten). Das Erhöhen der Migrationsstärke von 10^{-5} auf 10^{-3} rettet die Spezies vor dem Aussterben in einem Habitat und bei 10^{-1} ist eine sehr schnelle Synchronisation der drei dargestellten Habitats zu erkennen.

Der Rettungseffekt kann nur Spezies überleben lassen, die in manchen Habitats fortbestehen und in anderen, aufgrund ungünstiger Anfangsbiomassen der Population, nicht. Eine statistische Kalkulation der Anzahl an Spezies, die auf diese Weise überhaupt gerettet werden könnten, wurde durchgeführt. Hierfür wurde ein Ein-Habitats-System mit 18 Spezies 100 mal mit zufälligen Anfangsbiomassen induziert und nach dem Ablauf der Dynamik gezählt wie viele Spezies in allen Simulationen überleben, wie viele nie überleben und wie viele nur in einem Teil der Läufe überdauern. Um eine aussagekräftige statistische Verteilung zu erstellen, wurden 1000 verschiedene Netz-

werke (von der lokalen Niscentopologie her gesehen) simuliert und das Ergebnis in Abbildung 4.5 dargestellt. Von den 18 Spezies überleben im Schnitt 9,6 Populationen in allen Simulationsläufen (schwarze Balken), 6,4 sterben in allen Durchläufen aus (graue Balken) und 2 Spezies überleben im Schnitt in einem Teil der Läufe (weiße Balken). Die drei Verteilungen sind alle sehr breit angelegt und in 37% der Netzwerke gibt es keine Spezies, die nur für bestimmte Anfangsbio-massen überlebt, somit auch nicht durch eine einsetzende Migration am Anfang der Simulation aus einem Nachbarhabitat heraus vor dem Aussterben gerettet werden kann. Weiterhin wurde untersucht welche Spezies denn immer in diesen Netzen überleben. Diese Untersuchung zeigte, dass es hier einen Trend zu Spezies mit extremen Nischenwerten nahe 0 oder 1 gibt. Solche Spezies sind einerseits Basalspezies, die per Definition Zugang zu den Ressourcen haben, und Top-Spezies, die sehr viele Beuten haben (dies ist ein Ergebnis aus dem Nischenmodell) und somit ein genügend großen Biomassenpool zur Verfügung haben, falls einige ihrer Beuten aussterben sollten. Spezies, die nur in manchen Läufen überleben, liegen über die komplette Nischenachse gleichmäßig verteilt. Bei nie überlebenden Spezies liegt nun der gegenläufige Trend zum ersten Fall vor. Hier sind hauptsächlich Spezies mit intermediären Nischenwerten betroffen, da diese zum Teil zu stark von oben gejagt werden aber selbst nicht genügend Energie zur Verfügung haben.

Zusätzlich wurde berechnet wie viele der "weißen" Spezies (überleben weder in allen noch in keinen Läufen) gleichzeitig überleben. Wenn es z.B. der Fall ist, dass vier Spezies nur in manchen Läufen überleben, kann es sein, dass immer nur eine von diesen Spezies gleichzeitig überlebt oder auch, dass wenn dann alle vier gleichzeitig vorhanden sind. Weiterhin ist natürlich auch jede weitere Kombination denkbar. Die durchgezogene Linie in Abbildung 4.5 zeigt, dass die durchschnittliche Anzahl solcher Spezies, die dann jedoch gleichzeitig überleben, in der Region von 2 liegt. Im Großteil aller Läufe sind es jedoch keine oder eine dieser "weißen" Spezies, die gleichzeitig nach der Populationsdynamik fortbestehen. Die durchgezogene Linie verdeutlicht, dass manchmal auch größere Gruppen dieser "weißen" Spezies gleichzeitig überleben können. Alles in allem zeigen die Daten aus Abbildung 4.5 eine Rettung von im Grunde nur wenigen Spezies und dass häufig nur eine oder sogar keine dieser Spezies in einem Habitat vorhanden sind. Somit bewirkt der Rettungseffekt im Mittel eine Robustheitszunahme, die bei unter einer Spezies liegt.

Wenn die Migrationsstärke groß genug ist, was bedeutet, dass die Populationsgröße über die Aussterbeschwelle gehoben werden kann, kann der Rettungseffekt Spezies in einem Habitat wiederherstellen. Die Punkt-Punkt-Strich-Linie in Abbildung 4.6 zeigt, dass eine Migrationsstärke von $d = 10^{-4}$ annähernd für alle Spezies ausreichend ist.

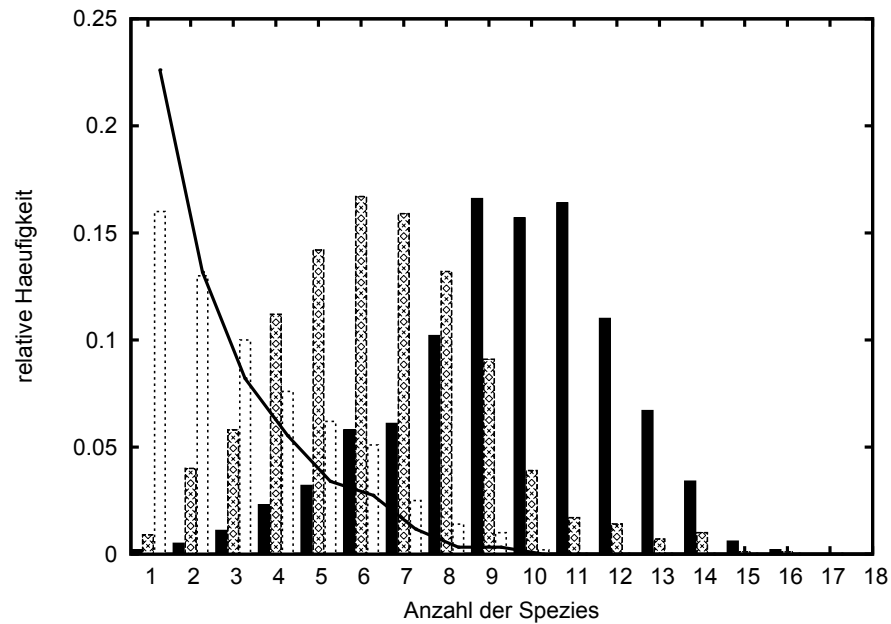


Abbildung 4.5: Wahrscheinlichkeitsverteilung der Anzahl an Spezies, welche in allen (schwarz), keinen (grau) oder nur in einem Teil der 100 Läufe (weiß) mit unterschiedlichen Anfangsbiomassen fortbestehen. Das Nahrungsnetz ist ein isoliertes Habitat mit 18 darauf simulierten Spezies und 1000 unterschiedlichen lokalen Topologien. Für Spezies, die nur für gewisse Anfangsbiomassen überleben, ist eine zusätzliche Wahrscheinlichkeitsverteilung (durchgezogene Linie) angegeben, die anzeigt wie groß die Anzahl ist, die in einem Lauf gleichzeitig überleben.

Nur bei kleinerer Migrationsstärke kann es vorkommen, dass unterschiedliche Habitate von unterschiedlichen Spezies bevölkert werden.

Neben dem Rettungseffekt kann die Anzahl der überlebenden Spezies auch durch dynamische Koexistenz erhöht werden. Eine Bedingung dafür ist, dass die Migration unter dem Grenzwert für die vollständige Synchronisation, d.h. ungefähr $d < 0,1$, liegt. Da die Migration die Dimension des Phasenraumes erhöht, kann die Dynamik komplexer werden, was unter anderem zu neuen Attraktoren führen kann, auf denen die Populationen in unterschiedlichen Habitaten nicht synchronisiert sind. Somit können Spezies im mit Migration gekoppelten System überleben, obwohl sie in einem isolierten Habitatsystem nie fortbestehen würden. Dieser Anteil zur Robustheit wurde für sich berechnet, um den Beitrag von anderen Effekten unterscheiden zu können. Für $S = 18$ und $Y = 5$ ist das Ergebnis in der durchgezogenen Linie in Abbildung 4.6 dargestellt. Der maximale Wert von 0,02 bedeutet, dass im Mittel nur alle drei Berechnungen eine Spezies durch dynamische Koexistenz überdauern kann. Für $d \geq 0,1$ geht die Kurve auf Null zurück, da das System vollständig synchronisiert ist. Dyna-

mische Koexistenz ist ungefähr für 75% des Robustheitsanstieges in Abbildung 4.2 verantwortlich. Nicht dargestellt sind die Daten für 60 Spezies, bei denen der Anstieg in der Robustheit, induziert durch dynamische Koexistenz, nur einen Anteil von 30% ausmacht. Da Migration nicht nur das Überleben von Spezies ermöglichen kann, sondern auch deren Aussterben, ist der Anteil an Spezies, die im gekoppelten System aussterben, obwohl sie in isolierten Systemen stets überleben, von Interesse. Der Beitrag dieses Effektes ist jedoch so klein, dass es keinen sichtbaren Einfluss auf die Robustheitskurven gibt. Weitere komplexe Szenarien, wie z.B. die dynamische Koexistenz von Spezies, die nicht auf dem gleichen aber unterschiedlichen Habitaten überleben können, sind auch möglich, werden hier jedoch nicht betrachtet, da der Aufwand zur Berechnung dieser Ereignisse nicht mehr in den Rahmen dieser Arbeit gepasst hat und der Fokus auf Erkenntnisse gelegt wurde, die aus leichter zu erhaltenen Daten generiert werden konnten.

Die gepunktete Kurve in Abbildung 4.6 ist eng mit der durchgezogenen Linie verknüpft und zeigt die Wahrscheinlichkeit, dass die Gesamtzahl an Spezies in dem System größer als die maximale Anzahl an koexistierenden Spezies in einem isolierten Einzelhabitat ist. Für Werte $d < 10^{-5}$ kommt der Beitrag dieser Kurve durch Systeme, bei denen unterschiedliche Habitats unterschiedliche Spezies beherbergen. Für größere Werte greift die dynamische Koexistenz und führt somit zu Spezieszahlen, die über denen eines einzelnen Habitats liegen. Dass die Kurve leicht über der durchgezogenen liegt, ist ein Hinweis dafür, dass durch dynamische Koexistenz Spezies überleben, welche generell in einem einzelnen Habitat bestehen würden, jedoch nicht zusammen mit anderen, die nun auch durch diesen Umstand überleben.

Weiterhin liegt mit nicht-verschwindender Wahrscheinlichkeit der Zustand vor, dass das System nicht die maximale Anzahl an Spezies beherbergt, die in einem einzelnen Habitat überleben könnten (siehe die gestrichelte Linie in Abbildung 4.6). Der Attraktor mit der höchsten Speziesanzahl hat somit einen recht kleinen Einzugsbereich.

Die gesamten Daten erklären gleichzeitig wieso die Robustheit nur leicht ansteigt und wieso die Wahrscheinlichkeit des Erreichens eines Fixpunktes den gegensätzlichen Trend zeigt: Die Senke in der Wahrscheinlichkeit des Erreichens eines Fixpunktes (Abbildung 4.3) tritt genau in dem gleichen Intervall $d \in [10^{-5}, 10^{-1}]$ auf, in dem das dynamische Überleben der Spezies (durchgezogene Linie in Abbildung 4.6) stattfindet. Wie oben erwähnt wird die dynamische Koexistenz möglich, da die Attraktoren gegenüber dem isolierten Habitat komplexer aufgebaut sind. Dies bedeutet sogleich auch, dass es unwahrscheinlicher ist sich auf eine Fixpunktdynamik zuzubewegen. Daher führt die dynamische Koexistenz gleichzeitig zu einem Anstieg im Überleben der Spezies (und somit auch in der Robustheit) und einem

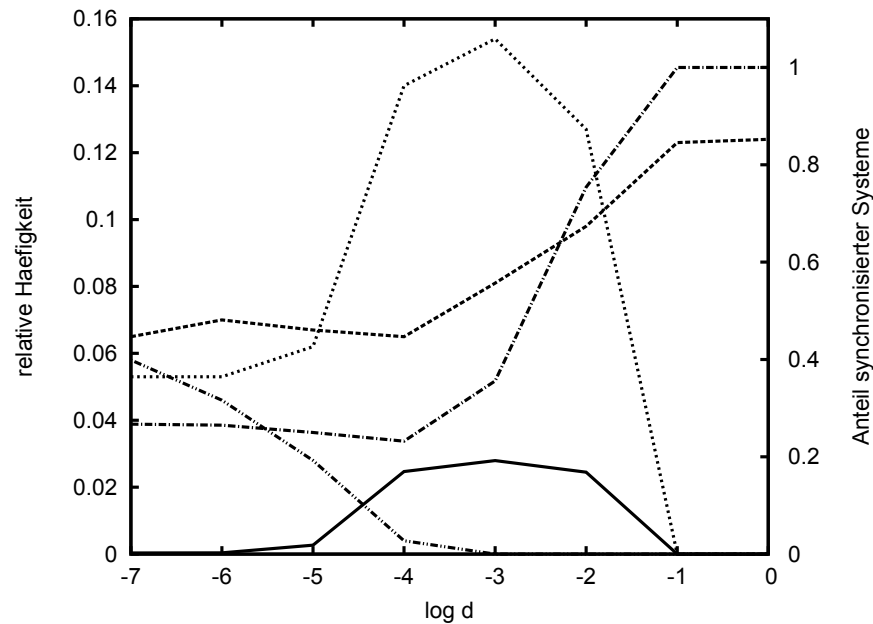


Abbildung 4.6: Punkt-Strich-Kurve: Anteil an Systemen, in denen alle Populationen auf allen Habitaten synchronisiert sind. Punkt-Punkt-Strich-Kurve: Wahrscheinlichkeit, dass die Gesamtzahl an Spezies größer als die maximale Anzahl an lokal überlebenden Spezies ist. Durchgezogene Kurve: Wahrscheinlichkeit, dass eine Spezies überlebt, die in einem isolierten Habitat nicht überleben kann. Gestrichelt/kurz gestrichelt: Wahrscheinlichkeit, dass die Anzahl an Spezies in dem 5-Habitat-System kleiner/größer als die maximale Anzahl an koexistierenden Spezies in einem isolierten Habitat sind. Die Daten sind über 1000 unterschiedliche Netzwerke und jeweils 100 unterschiedlich initialisierte Biomassen gemittelt. In einem Habitat werden 18 Spezies initiiert und als Topologie liegt ein Ring vor, der aus fünf Habitaten besteht.

Abnehmen in der Wahrscheinlichkeit, dass die Dynamik einen Fixpunkt erreicht. Dass der Anstieg in der Robustheit dermaßen klein ausfällt, ist auf die geringe Anzahl an geretteten bzw. dynamisch hinzugefügten Spezies zurückzuführen. Für Nahrungsnetze anderer Größen S sind die Daten qualitativ vergleichbar zu den Abbildungen 4.5 und 4.6. Da hierdurch keine neuen fundamentalen Erkenntnisse erlangt werden, werden die Daten hier nicht präsentiert oder näher diskutiert.

4.3 DISKUSSION

Es wurde der Einfluss der Migration zwischen Habitaten auf die Stabilität von Nahrungsnetzen auf Basis unterschiedlicher Habitatanordnungen, Nahrungsnetzgrößen bis zu 60 Spezies hin und Habitats-

anzahlen untersucht. Dabei wurde angenommen, dass alle Habitate identisch seien und das gleiche Nahrungsnetz beherbergen würden, deren lokale Fressregeln durch das Nischenmodell definiert wurden. Die Migration wurde als zufällige Ausbreitung (*random dispersal*) implementiert, was zu einer zur Biomassendichte des jeweiligen Habitats proportionalen Migrationsrate (aus dem Habitat heraus) führt. Zwei Versionen dieser zufälligen Ausbreitung wurden auf diese Weise untersucht. Zum einen der Typ, genannt *patchwise*, bei dem die Gesamtmigrationsrate, die aus einem Habitat herausführt, für jedes Habitat gleich ist und zum anderen eine Version, bei der auf jeder Habitat verlassenden Verknüpfung (also im gesamten System) die gleiche Migrationsrate vorliegt, auch als *linkwise* bezeichnet. Zur Analyse wurden weit verbreitete Stabilitätskriterien genutzt. Die Robustheit, das heißt die prozentuale Anzahl an Spezies, welche die Dynamik überleben, wenn man von zufälligen Initialbiomassen ausgeht und die Wahrscheinlichkeit, dass die Dynamik einen stabilen Fixpunkt erreicht.

Der Anstieg in der Robustheit mit steigender Migrationsrate hat ein Maximum für eine Zeitskala der Migration, die um zwei Größenordnungen kleiner ist als die der Populationsdynamik. Der zugrunde liegende Effekt ist einerseits durch den Rettungseffekt begründet, d.h. dass Spezies in einem Habitat vor dem Aussterben bewahrt werden, da Biomasse aus anderen Habitaten in dieses Habitat migrieren, und andererseits spielt die dynamische Koexistenz eine Rolle, die dazu führt, dass Spezies in einem verbundenen räumlichen System in einem Habitat koexistieren können, die man in einem isolierten System nicht im gleichen Habitat vorfinden würde. Diese intermediären Migrationsraten sind bekannt dafür bei Räuber-Beute Modellen einen stabilisierenden Effekt zu bewirken [57, 52]. Eine ähnliche Erkenntnis erhält man bei der Unterteilung eines vorgegebenen Raumes. Auch hier haben mittlere Werte für die Aufteilung, was als eine andere Realisierung von mittlere Migrationsraten gesehen werden kann, einen stabilisierenden Effekt [24]. Typischerweise ist der Anstieg der Robustheit durch Migration recht klein (nur wenige Prozent). Diese Beobachtung liegt an der Auswahl identischer Habitate für die Simulationen, die sich selbst in Abwesenheit der Migration, wenn überhaupt, nur um wenige Spezies unterscheiden würden. Weiterhin ist die Wahl der Parameterwerte für die lokalen Netze durch empirische Systeme motiviert, was schon per se einen stabilisierenden Effekt hat und somit auch zu keinen größeren Anstiegen in der Stabilität durch die Migration führen sollte.

Für noch höhere Migrationsraten synchronisieren die Habitate immer weiter und agieren zusehends wie ein einzelnes Habitat, obgleich mit einer effektiv anderen Verteilung für die initialisierten Biomassen. Dies führt im Allgemeinen zu einem Herabsinken der Robustheit auf

einen asymptotischen Grenzwert, der etwas höher als der Wert für isolierte Systeme liegt.

Bei der Migration vom Typ *patchwise* führen unterschiedliche Zahlen an Verknüpfungen zu anderen verbundenen Habitaten zu unterschiedlichen Biomassen. Der Extremfall für dieses Szenario ist die Sterntopologie der Habitate, was zu einer weiteren sehr hohen Robustheitsspitze führt, die jedoch 1000 mal größer als der zuvor beschriebene Anstieg in der Robustheit ist. Dies liegt an der Funktionsweise des zentralen Habitats als Biomassenreservoir, da aus allen umliegenden Satellitenhabitaten Biomasse, also Spezies, in diesen migrieren können und er somit bei Bedarf absinkende Populationszahlen ausgleichen kann, was dazu führt, dass Spezies nicht in irgendwelchen Senken aussterben können. Dieser Effekt ist auch für allgemeine Habitatanordnungen wichtig, wenn diese zentrale Habitate beinhalten, die stärker verknüpft sind als andere. Weiterhin kann die Sterntopologie für sehr große Migrationsraten auf ein Zwei-Patch-System mit asymmetrischer Migration abgebildet werden. Hier können alle Satellitenhabitate zusammengefasst werden [79], da diese in dem Extremfall sehr hoher Migration vollends synchronisiert vorliegen.

Die Wahrscheinlichkeit einen Fixpunkt zu erreichen zeigt entgegen der Robustheit einen gegensätzlichen Trend. Sie nimmt zunächst mit steigender Migrationsrate ab und erreicht dann bei einer geeigneten Migrationsrate, die von der Größenordnung um zwei kleiner als die Populationsdynamik ist, ein Minimum. Dieser Abfall ist durch den höherdimensionalen Phasenraum und dem in Folge dessen weitaus komplexeren dynamischen Verhalten im Vergleich zu der Dynamik ohne Migration zu erklären, was eine erhöhte dynamische Koexistenz der Spezies begünstigt. Der Anstieg der Robustheit und der Abfall in der Wahrscheinlichkeit für einen stabilen Fixpunkt sind für Systeme am größten, bei denen die Parameter für die Nahrungsnetzodynamik so gewählt sind, dass vermehrt Oszillationen vorliegen und somit ein höherer Grad der dynamischen Koexistenz vorliegt. Die beiden untersuchten Stabilitätskriterien geben zwar gegenläufige Tendenzen aus, jedoch beziehen sie sich auch auf unterschiedliche Aspekte der Nahrungsnetze. Während sich die Robustheit auf die Diversität eines Systems fokussiert (mehr überlebende Spezies bedeuten eine höhere Robustheit), greift das andere Stabilitätskriterium Eigenarten des dynamischen Verhaltens auf.

Im weiteren Verlauf, also mit weiter ansteigenden Migrationsraten, synchronisieren sich die Habitate wieder und verhalten sich wie ein Habitat mit einer veränderten Verteilung der Initialbiomassen im Vergleich zu der getrennten Topologie, was zu einem geringen Anstieg in der Wahrscheinlichkeit einen Fixpunkt zu erreichen führt. Im Falle der Sterntopologie liegt ebenso wie für die Robustheit ein großes Maximum für die Migration vom Typ *patchwise* vor, wenn die Migration ca. 10 bis 100 mal schneller als die Populationsdynamik ist. Dieses

Maximum liegt sogar schon für Räuber-Beute Systeme vor, wenn die Parameter so angepasst werden, dass das System einen instabilen Fixpunkt für eine Migrationsrate vom Wert null aufweist.

Ein besonders interessantes Resultat ist, dass das Maximum der Robustheit und das Minimum der Wahrscheinlichkeit einen Fixpunkt zu erreichen, was beides bei mittleren Migrationsraten auftritt, kleiner wird, wenn die Nahrungsnetzgröße, d.h. die Anzahl an Spezies in jedem Habitat, steigt. Es wird häufig berichtet, dass die dynamische Komplexität in räumlich ausgedehnten Systemen immer weniger relevant für die Stabilität des Ökosystems wird, wenn man die Spezieszahl erhöht. Die Haupteffekte die dann noch für große Systeme Wirkung zeigen, sind der Rettungseffekt und der stabilisierende durch das Ausgleichen zufälliger Biomassendifferenzen zwischen den Habitaten zu Beginn der Populationsdynamik. Dies bedeutet, dass komplexe Nahrungsnetze in gewisser Weise dynamisch einfacher sind als Nahrungsnetze, die nur aus wenigen Spezies bestehen. Die Phänomene, die wichtig für große Nahrungsnetze sind, scheinen unempfindlich gegenüber der genauen Populationsdynamik und dazugehörigen Bifurkationen zu sein. Sie werden eher von globalen Effekten geprägt, die sich auch intuitiv verstehen lassen. Der Fakt, dass die beiden lokalen Extremstellen für die mittleren Werte der Migrationsrate für die beiden Stabilitätskriterien mit steigender Spezieszahl immer geringer ins Gewicht fallen, führt zu einem allmählichen Angleichen der Kurven in ihren Trends. Für hohe Spezieszahlen ist hier generell ein leichter Anstieg in den Kurven auszumachen, wobei im Sonderfall der Sterntopologie und Migration vom Typ *patchwise* jeweils ein großes Maximum im Bereich der Migrationsrate vom Wert 1 auftritt. In der Tat zeigt der Vergleich der unterschiedlichen Stabilitätskriterien für große Nahrungsnetze eine gute Übereinstimmung zwischen den Komplexitäts-Stabilitäts-Verhältnissen, die mit diesen Kriterien erlangt wurden, was unter anderem in Plitzko et al. [99] diskutiert wird. Diese Unabhängigkeit der Stabilität von den dynamischen Details und dem gewählten Stabilitätskriterium für große Nahrungsnetze im Raum impliziert, dass ein angemessen aufgestelltes einfacheres Modell ohne explizite Populationsdynamik aber mit Kolonisations- und Aussterbedynamik ein guter Ersatz für das volle Modell mit expliziter Populationsdynamik sein könnte und auch die Haupteffekte der Migration aufzeigen könnte.

Da in dieser Arbeit nur homogene Systeme untersucht werden, die mit gleichen Parametern auf allen Habitaten ausgestattet sind, liegen in dieser Arbeit keine Diversitäts-Migrations-Verhältnisse vor, wie sie in anderen Arbeiten, wie z.B. von Haegeman und Loreau [49], zu diesem Thema gefunden werden. In dem hier vorliegenden Modell ist eine Spezies, die in einem Habitat vorhanden ist, im ganzen System präsent, wenn die Migrationsrate nicht zu klein ist (man beachte die Punkt-Punkt-Strich Kurve in Abbildung 4.6). Dies führt dazu,

dass die regionale und lokale Diversität identisch sind und sich ihre höckerförmige Abhängigkeit bezogen auf die Migrationsrate in den Robustheitskurven aus Abbildung 4.2 zeigen. In inhomogenen System könnten Quelle-Senke Effekte eine Rolle für das Überleben von Spezies spielen, was in dieser Arbeit jedoch nicht thematisiert wird.

Die Ergebnisse zeigen, dass der Effekt der Migration auf die Robustheit und die Fixpunktstabilität für große Nahrungsnetze klein ist, wenn die Systeme homogen sind und alle Spezies die selben Parameter besitzen. In diesem Sinne ist das Modell nicht vollends realistisch, da es stets eine räumliche Varianz in Klima, Ressourcenverfügbarkeit, Habitatsgröße, Sterblichkeit und in anderen Einflüssen gibt. Die Simulationen weisen auf, dass die Migration nur dann einen starken Effekt auf die Stabilität hat, wenn die Habitate deutlich in ihrer Netto-Emigrationsrate für die Verknüpfungen differieren. Zukünftige Arbeiten sollten sich die Frage stellen, unter welchen Bedingungen die Migration einen größeren Effekt auf das Überleben der Spezies und die Diversität hat. Sicher ist die Wahl von ungleichen Habitaten, wie bei Haegeman und Loreau [49], ein wichtiger Schritt in diese Richtung. Es ist jedoch auch möglich, dass sogar Systeme mit identischen Habitaten größeren Einfluss der Migration auf die Robustheit und Diversität ausüben können, wenn die Migrationsraten und Verknüpfungen abhängig von der trophischen Position der Spezies gewählt werden oder die Werte für die Migrationsraten adaptiv anstatt konstant bzw. zufällig gewählt werden.

ANALYSE EINEN GENERALISIERTEN RÄUBER-BEUTE SYSTEMS AUF ZWEI HABITATEN

Dieses Kapitel dient als Basis für den kürzlich akzeptierten Artikel *The influence of dispersal on a predator-prey system with two habitats* [39] und ist in diesem auch zum Teil umgesetzt.

Die in den Grundlagen eingeführte generalisierte Formulierung eines Räuber-Beutesystems wird aufgegriffen und mittels diverser Szenarien für die Parameter analytisch und über Korrelationen untersucht. Die Erkenntnisse aus den vorherigen Kapiteln für die Einflüsse auf die Stabilität werden bezüglich lokaler Kenngrößen bestätigt und im nächsten Teil dieses Kapitels um Erkenntnisse über die Einflüsse von Migration erweitert. Hier wird dem System ein zweites identisches Habitat hinzugefügt und über die Korrelationen der Migrationsparameter aufgezeigt, dass durchaus stabilisierende Effekte für die Migrationsskalenparameter auftreten können. Bezogen auf den Anteil an stabilen Netzen ist aber zu sagen, dass durch Migration entweder weniger stabile Netze auftreten oder der Anteil gleich bleibt. Das hier untersuchte kleine System wird zum Abschluss des Kapitels anhand eines konkreten konventionellen Netzes untersucht.

5.1 ERGÄNZENDE INFORMATIONEN

Der Einfluss einzelner Parameter auf die Stabilität des Systems wird in diesem Kapitel durch Korrelationskoeffizienten beschrieben. Genauer gesagt wird die Pearson-Korrelation genutzt. Hierbei wird der lineare Zusammenhang zwischen zwei Variablen X und Y durch den Korrelationskoeffizienten r_{XY} dargestellt, der einen Wert zwischen -1 und $+1$ haben kann. In der hier vorliegenden Arbeit ist die eine Variable durch den Wert des jeweiligen Parameters gegeben und die andere gibt je nachdem ob das System stabil oder instabil ist den Wert 1 oder 0. Besteht die Variable X im Allgemeinen aus den Werten x_i und besetzt den Mittelwert $\bar{x} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i$, kann man die Korrelation folgendermaßen definieren:

$$r_{XY} = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sqrt{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2 \sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2}}. \quad (5.1)$$

Sollte als Korrelationskoeffizient der Wert 0 herauskommen existiert kein linearer Zusammenhang zwischen dem Parameter und der Stabilität. Je größer der Wert vom Betrag her ist, desto größer ist auch die Korrelation.

5.2 PARAMETEREINFLÜSSE FÜR EIN HABITAT

Um ein besseres Gefühl für die analytischen Möglichkeiten zu bekommen, die durch die generalisierte Methode möglich sind, wird nun zuerst das isolierte oder auch 1-Habitat System betrachtet. Vorbereitend hierfür wurde bei der Einführung der generalisierten Methode ein entsprechendes Räuber-Beute-System behandelt und kann somit nun direkt aufgegriffen werden. Für das generalisierte Gleichungssystem erhält man Gleichung (2.19):

$$\begin{aligned}\dot{x} &= [g(x) - (1 - \delta)m(x) - \delta f(x, y)] \\ \dot{y} &= \hat{\alpha}[f(x, y) - d(y)]\end{aligned}$$

und

$$\begin{aligned}J &= \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \alpha \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \phi - (1 - \delta)\mu^X - \delta\gamma & -\delta\psi \\ \gamma & \psi - \mu^Y \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} \phi - (1 - \delta)\mu^X - \delta\gamma & -\delta\psi \\ \alpha\gamma & \alpha(\psi - \mu^Y) \end{pmatrix}\end{aligned}$$

ist die zugehörige Jacobimatrix, die für die Berechnung der lokalen Stabilität mittels linearer Stabilitätsanalyse herangezogen wird. Dies bedeutet, dass für den Fall, wenn die Realteile der Eigenwerte λ_i der Jacobimatrix negativ sein sollten, der betrachtete Fixpunkt stabil ist. Andernfalls gilt er als instabil.

Für eine 2×2 -Matrix kann man sehr einfach mittels Determinante (Gleichung (5.4)) und Spur (Gleichung (5.3)) der Matrix Aussagen über die Eigenwerte treffen. Nimmt man eine beliebige 2×2 -Matrix

$$J = \begin{pmatrix} J_{11} & J_{12} \\ J_{21} & J_{22} \end{pmatrix} \quad (5.2)$$

an, so gilt im Allgemeinen:

$$\text{Tr}(J) = \sum_i J_{ii} = J_{11} + J_{22} = \lambda_1 + \lambda_2 = \sum_i \lambda_i \quad (5.3)$$

und

$$\text{Det}(J) = J_{11}J_{22} - J_{12}J_{21} = \lambda_1 \cdot \lambda_2 = \prod_i \lambda_i. \quad (5.4)$$

Der klassische Weg zur Berechnung der Eigenwerte liefert die folgende Gleichung:

$$\begin{aligned}\text{Det}(J - \lambda \mathbf{1}) &= (J_{11} - \lambda)(J_{22} - \lambda) - J_{12}J_{21} \\ &= \lambda^2 - \lambda(J_{11} + J_{22}) + J_{11}J_{22} - J_{12}J_{21} \\ &= \lambda^2 + \lambda(-\text{Tr}(J)) + \text{Det}(J) \\ &= 0.\end{aligned} \quad (5.5)$$

Die allgemeine Form der Lösung für die Eigenwerte kann somit ausschließlich, wie auch in Gleichung (5.6) ersichtlich, über die Determinante und die Spur der Matrix angegeben werden.

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2}\text{Tr}(J) \pm \sqrt{\frac{1}{4}\text{Tr}(J)^2 - \text{Det}(J)} \quad (5.6)$$

Damit der Realteil beider Eigenwerte negativ ($\text{Re}(\lambda_{1,2}) < 0$) ist muss die Spur kleiner als Null ($\text{Tr}(J) < 0$) und zudem die Determinante größer als Null ($\text{Det}(J) > 0$) sein. Dann wäre der Fixpunkt, wie oben erwähnt, stabil.

Wie schon bei den Grundlagen erwähnt, spricht man von einer Bifurkation, wenn ein Eigenwert eines Fixpunktes einen Nulldurchgang hat, d.h. sich seine Stabilität bezogen auf eine Richtungskomponente ändert. In dem hier vorliegenden Fall von Dimension 2 sind zwei Bifurkationen der Kodimension 1 möglich (aus Kombination derer erhält man Bifurkationen der Kodimension 2). Die Möglichkeiten sind in dem Fall die Sattel-Knoten Bifurkation und die Hopfbifurkation. Für den Stabilitätswechsel mittels der Sattel-Knoten Bifurkation erhält man aus Gleichung (5.6) die Bedingungen, dass gleichzeitig $\text{Det}(J) = 0$ und $\text{Tr}(J) < 0$ sein müssen, was zu den Eigenwerten $\lambda_1 < 0$ und $\lambda_2 = 0$ führen würde. Während die eine Richtung des Systems noch stabil ist, wechselt die andere gerade selbige. Eine Hopfbifurkation liegt vor, wenn $\text{Det}(J) > 0$ und $\text{Tr}(J) = 0$. Ein komplex-konjugiertes Eigenwertpaar wechselt für diese Situation ihr Vorzeichen im Realteil.

Löst man die jeweiligen Gleichungen und lässt dabei beispielsweise drei Parameter variabel, lassen sich wie von Gross et al [45, 44] aufgezeigt, dreidimensionale Parameterräume zeichnen, in denen die Bifurkationen durch Flächen dargestellt werden. Abbildung 5.1 zeigt eine solche Darstellung, wobei vier Parameter vorgegeben sind. Es liegt ein System ohne gegenseitige Beeinflussung der Räuber bei der Jagd ($\psi = 1$), mit logistischem Wachstum der Beute ($\phi = 1$ und $\mu^X = 2$) und einer Faktor 10 höheren Biomassenumsatzdauer des Räubers ($\alpha = 0,1$) vor.

Die stabile Seite in Abbildung 5.1 ist die, in der der Punkt liegt. Sobald man durch eine Bifurkationsoberfläche wandert ist der Fixpunkt instabil. Der größte Bereich der roten Fläche trägt nichts mehr zur Destabilisierung bei, da der Fixpunkt schon aufgrund der Hopfbifurkation (blau) instabil ist. Nur durch den kleinen Bereich im unteren Teil des Diagramms wird der Fixpunkt durch die Sattel-Knoten Bifurkation instabil.

Für das allgemeine Räuber-Beute System, das in diesem Abschnitt diskutiert wird, können die Gleichungen für die Determinante und die Spur explizit angegeben werden.

$$\text{Det}(J) = \alpha(\phi(\psi - \mu^Y) - (1 - \delta)\psi\mu^X + (1 - \delta)\mu^X\mu^Y + \delta\gamma\mu^Y) \quad (5.7)$$

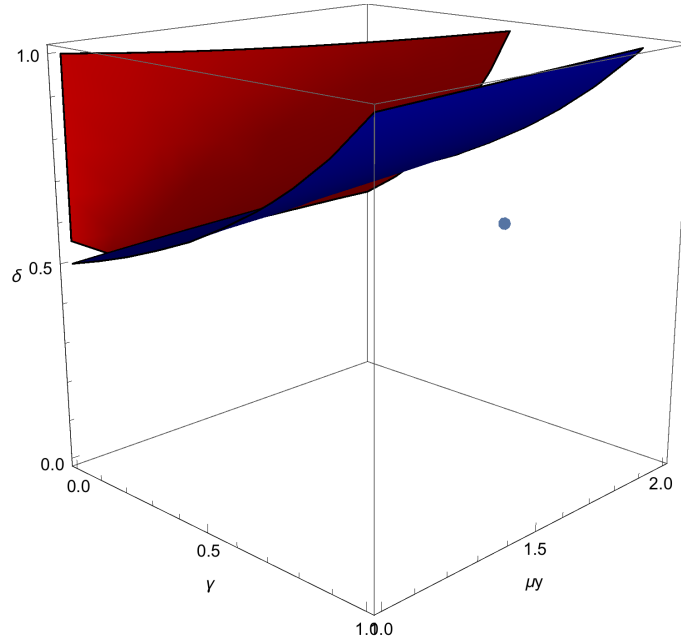


Abbildung 5.1: Beispiel für eine Sattel-Knoten Bifurkationsoberfläche (rot) und eine Hopfbifurkationsoberfläche (blau) in einem 3 Parameter Diagramm (fest: $\alpha = 0,1; \psi = 1; \mu^X = 2; \phi = 1$) für ein isoliertes Räuber-Beute System.

$$\text{Tr}(J) = \phi - (1 - \delta)\mu^X - \delta\gamma + \alpha(\psi - \mu^Y) \quad (5.8)$$

Die zuvor angesprochenen Bedingungen an die Determinante und die Spur ergeben einen stabilen Bereich, wenn $\text{Det}(J) > 0$ und $\text{Tr}(J) < 0$ erfüllt sind. Aufgrund dieser sehr allgemeinen Voraussetzung kann man mittels Ableitung der Gleichungen (5.7) und (5.8) versuchen grundsätzliche Aussagen über die Lage der Oberflächen und somit den stabilen bzw. instabilen Bereich im Parameterraum zu machen.

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial \text{Det}(J)}{\partial \phi} &= \alpha(\psi - \mu^Y) & \frac{\partial \text{Det}(J)}{\partial \delta} &= \alpha(\psi\mu^X - \mu^X\mu^Y + \gamma\mu^Y) \\
 \frac{\partial \text{Det}(J)}{\partial \gamma} &= \alpha(\delta\mu^Y) & \frac{\partial \text{Det}(J)}{\partial \psi} &= \alpha(\phi - (1 - \delta)\mu^X) \\
 \frac{\partial \text{Det}(J)}{\partial \mu^X} &= \alpha((1 - \delta)(\mu^Y - \psi)) & \frac{\partial \text{Det}(J)}{\partial \mu^Y} &= \alpha((1 - \delta)\mu^X + \delta\gamma - \phi) \\
 \frac{\partial \text{Det}(J)}{\partial \alpha} &= 0 & & \\
 \frac{\partial \text{Tr}(J)}{\partial \phi} &= 1 & \frac{\partial \text{Tr}(J)}{\partial \delta} &= \mu^X - \gamma \\
 \frac{\partial \text{Tr}(J)}{\partial \gamma} &= -\delta & \frac{\partial \text{Tr}(J)}{\partial \psi} &= \alpha \\
 \frac{\partial \text{Tr}(J)}{\partial \mu^X} &= -(1 - \delta) & \frac{\partial \text{Tr}(J)}{\partial \mu^Y} &= -\alpha \\
 \frac{\partial \text{Tr}(J)}{\partial \alpha} &= \psi - \mu^Y & &
 \end{aligned} \quad (5.9)$$

Auswirkungen auf die Stabilität, die völlig unabhängig von der Wahl weiterer Parameter sind, wurden direkt durch eine Einfärbung der

entsprechenden Einflüsse in den Gleichungen (5.9) dargestellt. Per Definition sind alle generalisierten Parameter nicht negativ und somit kann man die Grünfärbung als stabiler werdend mit einem höheren Wert für den Parameter, nach dem abgeleitet wurde, verstehen. Eine Rotfärbung hingegen bedeutet eine wahrscheinlichere Destabilisierung.

Abl.	Det(J)	Tr(J)	Int.	\emptyset	Det(J)	Tr(J)	Ges.	Num.
ϕ		×	[0;1]	0.5	−0,1	1	×	×
δ			[0;1]	0.5	0	0,5	×	×
γ	✓	✓	[0;2]	1	0,075	−0,5	✓	✓
ψ		×	[0;1]	0.5	(−0,25)	(0,1)	×	(✓)
μ^X		✓	[1;2]	1.5	0,05	−0,5	✓	✓
μ^Y		✓	[1;2]	1.5	0,075	(−0,1)	✓	(×
α	0		$[10^{-3};10^1]$	0.1	0	−1	✓	(✓)

Tabelle 5.1: Einfluss der einzelnen Parameter auf die Lage der Bifurkationsoberflächen ohne weitere Annahmen. Daneben die plausiblen Parameter und was daraus für die Stabilität erwartet wird.

In Tabelle 5.1 sind die Einflüsse nochmal zusammengefasst und mit eingesetzten Werten für ein angenommenes Standardbeispiel versehen. Hier wurden die Mittelwerte der Intervalle (für die Zeitskala α der Mittelwert des Exponenten) zur Vorhersage genommen. Im Anschluss wurde die Korrelation der Parameter von 10^6 Räuber-Beute Systeme mit der Stabilität berechnet und das Ganze über 10 Durchläufe gemittelt. Das Ergebnis ist als Trend in der Tabelle 5.1 (Spalte Num.) und als Balkendiagramm in Abbildung 5.2 dargestellt.

Ganz allgemein kann man also sagen, dass höhere Werte von γ , also von der Sensitivität der Jagd bezüglich der Beutedichte, einen sehr stabilisierenden Effekt haben, der sowohl auf die Sattel-Knoten als auch auf die Hopfbifurkation wirkt. Wie stark dieser jeweils ist, ist von anderen Parametern abhängig. Diese Erkenntnis, welche auch schon in den vorherigen Kapiteln dieser Arbeit gezeigt wurde, konnte auch in der numerischen Beispielrechnung gefunden werden.

Höhere Nichtlinearitäten in der Mortalität, sowohl für die Beute (μ^X) als auch für den Räuber (μ^Y), verhindern Oszillationen und fördern generell die Stabilität des Systems (siehe vorherige Kapitel). Für die Beute wird dies ausnahmslos in allen Bereichen erfüllt. Eine höhere Nichtlinearität für die Mortalität des Räubers wirkt in den Simulationen minimal destabilisierend.

Eine größerer Wert für die Nichtlinearität der Ressourcenaufnahme (ϕ) wirkt destabilisierend auf Fixpunkte, da dieser Oszillationen fördert. Dies bestätigt sich auch für alle hier angestellten Betrachtungsweisen. Ein ähnliches Ergebnis war für den Einfluss der Räuberichte

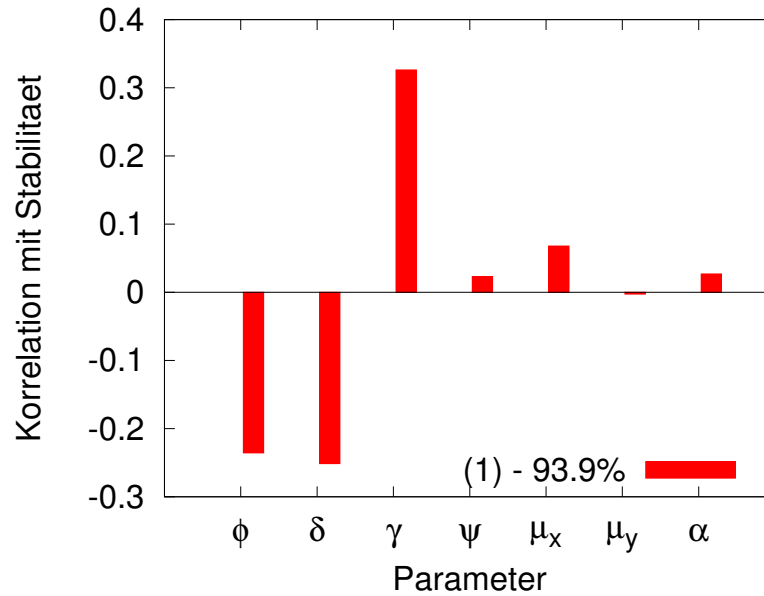


Abbildung 5.2: Korrelation der einzelnen Parameter mit der Stabilität des Fixpunktes. Hierfür wurden 10^6 Räuber-Beute Systeme 10 mal untersucht und der Mittelwert darüber genommen. Insgesamt waren 93,9% der Systeme stabil.

auf die Jagd (ψ) zu erwarten. Ähnlich wie bei der Räubermortalität zeigt sich hier jedoch ein geringfügig inverser Trend zu dem erwarteten Einfluss.

Die Trends in Tabelle 5.1 können natürlich ein Gefühl für das Ergebnis bei Parameteränderung liefern, jedoch ist die Aussagekraft bezüglich der genauen Lage der Bifurkationsoberflächen sehr gering. Aus diesem Grund sind in Abbildung 5.3 Beispieldiagramme für verschiedene Parameterwerte abgebildet und wie auch im letzten Beispiel in Abbildung 5.1, befindet sich jeweils rechts unten in den einzelnen Diagrammen der stabile Bereich. Dieser wird durch die angrenzenden Bifurkationsoberflächen limitiert und prinzipiell könnte das stabile Parameterraumvolumen als Maß der Stabilität in diesem System herangezogen werden. Dieses sollte bei einer Gleichverteilung der Parameter eng mit dem prozentualen Anteil an stabilen Systemen verknüpft sein. Man sieht unter Änderung der einzelnen Parameter die durch die Korrelation ermittelten Trends aus Abbildung 5.2.

Im Folgenden sollen diverse Systeme untersucht werden. Dies geschieht im generalisierten System über die Wahl der Parameter bzw. Parameterintervalle. Diese in Tabelle 5.2 aufgelisteten Szenarien charakterisieren die lokale Dynamik auf verschiedenste Weise. Szenario (1) gibt das Intervall $\gamma \in [0; 2]$ vor und repräsentiert somit eine Holling Typ 3 Dynamik (für die Untersuchung jetzt erstmal als Ausgangspunkt bzw. Standard anzusehen). Wohingegen Szenario (2) eben dieses Intervall auf $\gamma \in [0; 1]$ einschränkt und somit nicht mehr als eine

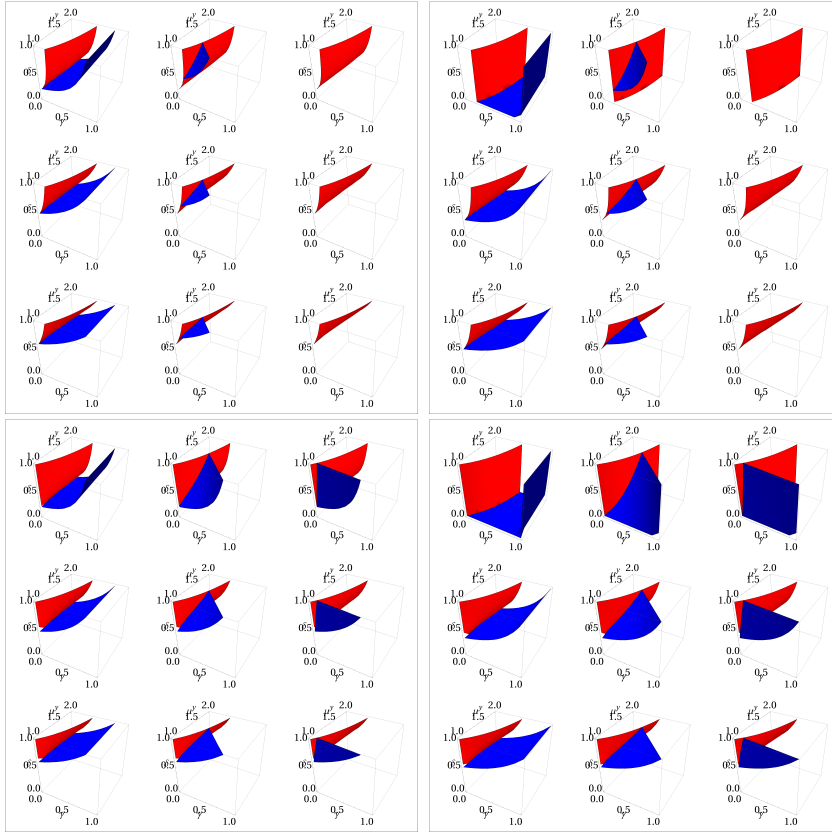


Abbildung 5.3: Bifurkationen (rot: Sattel-Knoten, blau: Hopf) für alle sieben Parameter. In jedem Diagramm ist die x-Achse $\gamma \in [0; 1]$ (bis 2 weiterhin alles stabil), die y-Achse $\delta \in [0; 1]$ und die z-Achse $\mu^Y \in [1; 2]$. Innerhalb eines Kastens erhöht sich von links nach rechts $\alpha = \{0.01; 1; 10\}$ und von oben nach unten $\mu^X = \{1; 1.5; 2\}$. Die Kästen an sich unterscheiden sich von links nach rechts durch wachsendes $\phi = \{0.8; 1\}$ und von oben nach unten durch wachsendes $\psi = \{0.8; 1\}$.

Holling Typ 2 Dynamik beschreiben kann. Szenario (3) schließt eine Jägerstörung untereinander aus ($\psi = 1$), Szenario (4) fokussiert sich allein auf logistisches Wachstum der Beute ($\phi = 1$, $\mu^X = 2$) und Szenario (5) auf eine gleiche Zeitskala von Räuber und Beute ($\alpha = 1$). Eine Kombination aus den Szenarios (2), (3) und (4) liefert Szenario (6) und eine weitere beliebige Auswahl, die noch zusätzlich den Räuber auf lineare Mortalität festsetzt ($\mu^Y = 1$), wird in Szenario (7) angenommen.

Zur Auswertung werden die Werte für die Parameter zufällig aus einem gleichverteilten Intervall gezogen (für den Parameter α bezieht sich das auf den Exponent) und das Ganze erfolgt prinzipiell 10^6 mal, wobei die Korrelationen über 10^5 Netze gebildet und dann über 10 Durchgänge gemittelt werden.

Die starken Einflüsse der Parameter sind alle gleich, was in Abbildung 5.4 sehr gut zu sehen ist. Einzig eine höhere Nichtlinearität in

der Mortalität des Räubers (μ^Y) liefert nur für $\psi = 1$ eine positive Korrelation mit der Stabilität.

Deutliche Unterschiede gibt es jedoch in der Anzahl der stabilen Netze. Diese variiert zwischen 69,3% für das oft für konventionelle Dynamik genommene Szenario (7) bis hin zu 95,0% für ein Modell mit Holling Typ 3 Dynamik und keinen Zeitskalenunterschieden bzw. gleicher Biomassenumsatzrate zwischen Räuber und Beute. Der Anteil der Systeme die auf einem stabilen Fixpunkt landen wird auch noch im Zusammenhang mit den zwei Habitaten angesprochen und wie dieser durch die Migration beeinflusst wird.

Szen.	ϕ	δ	γ	ψ	μ^X	μ^Y	α
(1) Holling T3	[0;1]	[0;1]	[0;2]	[0;1]	[1;2]	[1;2]	$[10^{-3};10^1]$
(2) Holling T2	[0;1]	[0;1]	[0;1]	[0;1]	[1;2]	[1;2]	$[10^{-3};10^1]$
(3) keine Jägerst.	[0;1]	[0;1]	[0;2]	1	[1;2]	[1;2]	$[10^{-3};10^1]$
(4) logistisches Wachs.	1	[0;1]	[0;2]	[0;1]	2	[1;2]	$[10^{-3};10^1]$
(5) keine Zeitsk.	[0;1]	[0;1]	[0;2]	[0;1]	[1;2]	[1;2]	1
(6) (2)+(3)+(4)	1	[0;1]	[0;1]	1	2	[1;2]	$[10^{-3};10^1]$
(7) beliebt	1	[0;1]	[0;1]	1	2	1	$[10^{-3};10^1]$

Tabelle 5.2: Wahl verschiedener Szenarien über die Parameterintervalle für die Stabilitätsbestimmung der Fixpunkte mittels Gleichung 5.6 und die Bestimmung der Korrelation der Parameter mit der Stabilität.

5.3 ERWEITERUNG UM EIN ZWEITES HABITAT

Nachdem nun die ersten Einsichten für das generalisierte Räuber-Beute System gesammelt wurden, soll nun ein weiteres Habitat hinzugefügt werden. Zunächst soll dies allgemein modelliert werden, bevor Vereinfachungen gemacht werden, die das Treffen von Aussagen um einiges einfacher machen.

5.3.1 Allgemeine Formulierung

Der lokale Anteil der Gleichungen entspricht den zuvor eingeführten Gleichungen 2.10 für Räuber-Beute Systeme. An dieser Stelle werden zusätzlich Migrationsterme eingeführt. Eine allgemeiner Ansatz lässt sich wie folgt niederschreiben:

$$\begin{aligned}
 \dot{X}_1 &= G_1(X_1) - M_1(X_1) - F_1(X_1, Y_1) + I_{1,2}^X(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) E_{1,2}^X(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) - E_{2,1}^X(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) \\
 \dot{Y}_1 &= \lambda_1 F_1(X_1, Y_1) - D_1(Y_1) + I_{1,2}^Y(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) E_{1,2}^Y(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) - E_{2,1}^Y(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) \\
 \dot{X}_2 &= G_2(X_2) - M_2(X_2) - F_2(X_2, Y_2) + I_{2,1}^X(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) E_{2,1}^X(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) - E_{1,2}^X(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) \\
 \dot{Y}_2 &= \lambda_2 F_2(X_2, Y_2) - D_2(Y_2) + I_{2,1}^Y(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) E_{2,1}^Y(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) - E_{1,2}^Y(\mathbf{X}, \mathbf{Y}).
 \end{aligned}$$

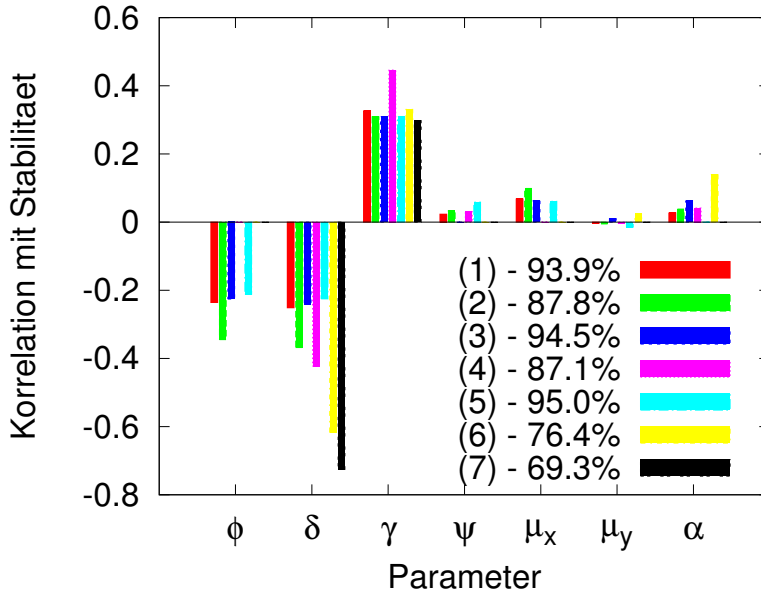


Abbildung 5.4: Korrelation der einzelnen Parameter mit der Stabilität des Fixpunktes für verschiedenen Beispielparametersätze mit jeweils biologischer Bedeutung. Hierfür wurden 10^6 Räuber-Beute Systeme 10 mal untersucht und der Mittelwert darüber genommen.

(5.10)

In diesem allgemeinen Fall gibt es einen Emigrationsterm, der durch die Funktion $E_{i,j}^U(\mathbf{X}, \mathbf{Y})$ beschrieben wird. Er gibt an was von Spezies U von Habitat j zu Habitat i migriert. Dieser Term kann von allen im System vorhandenen Biomassendichten abhängig sein. Die naheliegenden Fälle sind sicherlich eine Abhängigkeit von den Biomassendichten der selbigen und aller mit dieser Spezies interagierenden Spezies. Beides jeweils für die Biomassendichten im Start aber auch im Zielhabitat. Für das hier vorliegende 2-Habitat 2-Spezies Modell bedeutet dies also eine Abhängigkeit von allen Spezies. Was in Habitat i ankommt wird dann noch mit einer Immigrationsfunktion $I_{i,j}^U(\mathbf{X}, \mathbf{Y})$ multipliziert. Es ist durchaus möglich, dass dieser Term ungleich 1 ist und es z.B. Verluste auf dem Weg gibt. Um nicht noch weitere unbestimmte Parameter in das System einpflegen zu müssen wird die Funktion auf einen Skalar $\eta_{i,j}^U$ gesetzt. Es gibt somit keine Abhängigkeit von den vorliegenden Biomassendichten für diesen Term. Somit ergibt sich das Gleichungssystem (5.11), auf welches wie auch im letzten Abschnitt die generalisierte Methode angewendet wird.

$$\begin{aligned}
 \dot{X}_1 &= G_1(X_1) - M_1(X_1) - F_1(X_1, Y_1) + \eta_{1,2}^X E_{1,2}^X(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) - E_{2,1}^X(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) \\
 \dot{Y}_1 &= \lambda_1 F_1(X_1, Y_1) - D_1(Y_1) + \eta_{1,2}^Y E_{1,2}^Y(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) - E_{2,1}^Y(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) \\
 \dot{X}_2 &= G_2(X_2) - M_2(X_2) - F_2(X_2, Y_2) + \eta_{2,1}^X E_{2,1}^X(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) - E_{1,2}^X(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) \\
 \dot{Y}_2 &= \lambda_2 F_2(X_2, Y_2) - D_2(Y_2) + \eta_{2,1}^Y E_{2,1}^Y(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) - E_{1,2}^Y(\mathbf{X}, \mathbf{Y})
 \end{aligned}$$

(5.11)

Erneut wird auf die angenommenen Fixpunkte von Variablen und Funktionen normiert, bevor neue Parameter eingeführt werden um die Gleichung so zu schreiben, dass sie einfacher weiterzuverarbeiten sind.

$$\begin{aligned}
 \dot{x}_1 &= \frac{G_1^*}{X_1^*} g_1(x_1) - \frac{M_1^*}{X_1^*} m_1(x_1) - \frac{F_1^*}{X_1^*} f_1(x_1, y_1) + \frac{E_{1,2}^{X*} \eta_{1,2}^X}{X_1^*} e_{1,2}^X(x, y) - \frac{E_{2,1}^{X*}}{X_1^*} e_{2,1}^X(x, y) \\
 \dot{y}_1 &= \frac{\lambda_1 F_1^*}{Y_1^*} f_1(x_1, y_1) - \frac{D_1^*}{Y_1^*} d_1(y_1) + \frac{E_{1,2}^{Y*} \eta_{1,2}^Y}{Y_1^*} e_{1,2}^Y(x, y) - \frac{E_{2,1}^{Y*}}{Y_1^*} e_{2,1}^Y(x, y) \\
 \dot{x}_2 &= \frac{G_2^*}{X_2^*} g_2(x_2) - \frac{M_2^*}{X_2^*} m_2(x_2) - \frac{F_2^*}{X_2^*} f_2(x_2, y_2) + \frac{E_{2,1}^{X*} \eta_{2,1}^X}{X_2^*} e_{2,1}^X(x, y) - \frac{E_{1,2}^{X*}}{X_2^*} e_{1,2}^X(x, y) \\
 \dot{y}_2 &= \frac{\lambda_2 F_2^*}{Y_2^*} f_2(x_2, y_2) - \frac{D_2^*}{Y_2^*} d_2(y_2) + \frac{E_{2,1}^{Y*} \eta_{2,1}^Y}{Y_2^*} e_{2,1}^Y(x, y) - \frac{E_{1,2}^{Y*}}{Y_2^*} e_{1,2}^Y(x, y)
 \end{aligned} \tag{5.12}$$

$$\begin{aligned}
 \alpha_1^X &:= \frac{G_1^*}{X_1^*} + \frac{E_{1,2}^{X*} \eta_{1,2}^X}{X_1^*} = \frac{M_1^*}{X_1^*} + \frac{F_1^*}{X_1^*} + \frac{E_{2,1}^{X*}}{X_1^*} \\
 \alpha_1^Y &:= \frac{\lambda_1 F_1^*}{Y_1^*} + \frac{E_{1,2}^{Y*} \eta_{1,2}^Y}{Y_1^*} = \frac{D_1^*}{Y_1^*} + \frac{E_{2,1}^{Y*}}{Y_1^*} \\
 \alpha_2^X &:= \frac{G_2^*}{X_2^*} + \frac{E_{2,1}^{X*} \eta_{2,1}^X}{X_2^*} = \frac{M_2^*}{X_2^*} + \frac{F_2^*}{X_2^*} + \frac{E_{1,2}^{X*}}{X_2^*} \\
 \alpha_2^Y &:= \frac{\lambda_2 F_2^*}{Y_2^*} + \frac{E_{2,1}^{Y*} \eta_{2,1}^Y}{Y_2^*} = \frac{D_2^*}{Y_2^*} + \frac{E_{1,2}^{Y*}}{Y_2^*}
 \end{aligned} \tag{5.13}$$

$$v_i^u = \frac{1}{\alpha_i^u} \frac{E_{i,j}^{u*} \eta_{i,j}^u}{U_i^*} \quad , \quad \tilde{v}_i^u = (1 - v_i^u) = \frac{1}{\alpha_i^u} \frac{\{G_i^*; \lambda_i F_i^*\}}{U_i^*} \tag{5.14}$$

$$\rho_i^u = \frac{1}{\alpha_i^u} \frac{E_{j,i}^{u*} \eta_{j,i}^u}{U_i^*} \quad , \quad \tilde{\rho}_i^u = (1 - \rho_i^u) = \frac{1}{\alpha_i^u} \frac{\{M_i^* + F_i^*; D_i^*\}}{U_i^*} \tag{5.15}$$

$$\delta_i = \frac{1}{\alpha_i^X \rho_i^X} \frac{F_i^*}{X_i^*} \quad , \quad \tilde{\delta}_i = (1 - \delta_i) = \frac{1}{\alpha_i^X \rho_i^X} \frac{M_i^*}{X_i^*} \tag{5.16}$$

Neu sind an dieser Stelle die Parameter v_i^u und ρ_i^u , bzw. ihre Pendant \tilde{v}_i^u und $\tilde{\rho}_i^u$, welche den Anteil an Biomassenzuwachs und -verlust, bzw. den eben nicht durch Migration verursachten Anteil am Zuwachs und Verlust, einer Spezies U in Patch i am Fixpunkt durch Migration angeben. Mit diesen eingeführten Skalenparameter lassen sich die dynamischen Gleichungen für das normierte System vereinfacht niederschreiben.

$$\begin{aligned}
 \dot{x}_1 &= \alpha_1^X [\tilde{v}_1^X g_1(x_1) - \tilde{\rho}_1^X \delta_1 m_1(x_1) - \tilde{\rho}_1^X \delta_1 f_1(x_1, y_1) + v_1^X e_{1,2}^X(x, y) - \rho_1^X e_{2,1}^X(x, y)] \\
 \dot{y}_1 &= \alpha_1^Y [\tilde{v}_1^Y f_1(x_1, y_1) - \tilde{\rho}_1^Y d_1(y_1) + v_1^Y e_{1,2}^Y(x, y) - \rho_1^Y e_{2,1}^Y(x, y)] \\
 \dot{x}_2 &= \alpha_2^X [\tilde{v}_2^X g_2(x_2) - \tilde{\rho}_2^X \delta_2 m_2(x_2) - \tilde{\rho}_2^X \delta_2 f_2(x_2, y_2) + v_2^X e_{2,1}^X(x, y) - \rho_2^X e_{1,2}^X(x, y)] \\
 \dot{y}_2 &= \alpha_2^Y [\tilde{v}_2^Y f_2(x_2, y_2) - \tilde{\rho}_2^Y d_2(y_2) + v_2^Y e_{2,1}^Y(x, y) - \rho_2^Y e_{1,2}^Y(x, y)]
 \end{aligned}$$

(5.17)

Wie im 1-Habitat System ist es nun nötig Exponentenparameter für die Werte der Ableitungen am Fixpunkt zu definieren. Diese müssen im Weiteren mit Werten belegt werden, um aus der aufgestellten Jacobimatrix Aussagen über die Stabilität des Fixpunktes machen zu können.

$$\phi_i := \frac{\partial g_i(x_i)}{\partial x_i} \Big|_* \quad , \quad \mu_i^X := \frac{\partial m_i(x_i)}{\partial x_i} \Big|_* \quad , \quad \mu_i^Y := \frac{\partial d_i(y_i)}{\partial y_i} \Big|_* \quad (5.18)$$

$$\gamma_i := \frac{\partial f_i(x_i, y_i)}{\partial x_i} \Big|_* \quad , \quad \psi_i := \frac{\partial f_i(x_i, y_i)}{\partial y_i} \Big|_* \quad (5.19)$$

$$\hat{\omega}_{i,j}^X := \frac{\partial e_{i,j}^X(\mathbf{x}, \mathbf{y})}{\partial x_i} \Big|_* \quad , \quad \omega_{i,j}^X := \frac{\partial e_{i,j}^X(\mathbf{x}, \mathbf{y})}{\partial x_j} \Big|_* \quad (5.20)$$

$$\hat{\kappa}_{i,j}^X := \frac{\partial e_{i,j}^X(\mathbf{x}, \mathbf{y})}{\partial y_i} \Big|_* \quad , \quad \kappa_{i,j}^X := \frac{\partial e_{i,j}^X(\mathbf{x}, \mathbf{y})}{\partial y_j} \Big|_* \quad (5.21)$$

$$\hat{\omega}_{i,j}^Y := \frac{\partial e_{i,j}^Y(\mathbf{x}, \mathbf{y})}{\partial y_i} \Big|_* \quad , \quad \omega_{i,j}^Y := \frac{\partial e_{i,j}^Y(\mathbf{x}, \mathbf{y})}{\partial y_j} \Big|_* \quad (5.22)$$

$$\hat{\kappa}_{i,j}^Y := \frac{\partial e_{i,j}^Y(\mathbf{x}, \mathbf{y})}{\partial x_i} \Big|_* \quad , \quad \kappa_{i,j}^Y := \frac{\partial e_{i,j}^Y(\mathbf{x}, \mathbf{y})}{\partial x_j} \Big|_* \quad (5.23)$$

Die ersten fünf Parameter (aus den Gleichungsreihen (5.18) und (5.19)) beschreiben ausschließlich die lokale Dynamik und sind in dem Fall komplett gleich definiert wie zuvor für das 1-Habitat System. Die folgenden acht Terme bzw. Definitionspaare beziehen sich rein auf die Nichtlinearität des Emigrationsterms in Bezug auf jeweils alle Spezies im System. Betrachtet man nun die Ableitung der Funktion $e_{i,j}^U(\mathbf{x}, \mathbf{y})$, dann beschreibt ω Ableitungen nach der gleichen Spezies U , wohingegen κ die Ableitung nach der jeweils anderen Spezies beschreibt. Die Parameter mit $\hat{}$ geschrieben, werden nach der jeweiligen Spezies im Zielhabitat abgeleitet, wenn nicht, also der Parameter ganz normal, dann nach der Spezies im Starthabitat. Dies sollte auch aus den Gleichungen ersichtlich sein. Welche Szenarien durch diese Parameter beschrieben werden könnten, soll nun kurz beispielhaft dargestellt werden, bevor einige später für homogene Habitate letztendlich ausgewertet und diskutiert werden. Den beliebten Diffusionsansatz mit einer linearen Abhängigkeit der Migrationsrate von der Speziesdichte

[61, 62], auch zufällige Migration genannt, liegt für eine Spezies vor, wenn $\omega_{i,j}^U = 1$. Je nachdem wie die Migration modelliert ist sind hier auch durchaus andere Werte möglich. Ein Wert für $\kappa_{i,j}^X$ beschreibt die Abhängigkeit der Beutemigration von der Räuberichte im Starthabitat. Ein positiver Wert bedeutet somit, dass je mehr Räuber im Ausgangshabitat vorhanden sind, desto mehr Beute migriert. Dies ist das sogenannte *prey escape* Szenario [88]. Genauso wandert ein Räuber gerne zu Beuten hin, wenn die Migrationsrate von der Beutedichte abhängt und somit ein Eintrag für $\kappa_{i,j}^Y$ vorhanden ist [58]. Auf diesem Weg lassen sich noch viele weitere Möglichkeiten konstruieren.

Für den allgemeinen Fall erhält man für die Jacobimatrix eine Blockmatrixstruktur

$$J = \begin{pmatrix} L_{11} & M_{12} \\ M_{21} & L_{22} \end{pmatrix} \quad (5.24)$$

mit den Einträgen

$$L_{ii} = \begin{pmatrix} \alpha_i^X & 0 \\ 0 & \alpha_i^Y \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} \tilde{v}_i^X \phi_i - \tilde{\rho}_i^X \tilde{\delta}_i \mu_i^X - \tilde{\rho}_i^X \delta_i \gamma_i + v_i^X \hat{\omega}_{i,j}^X - \rho_i^X \omega_{j,i}^X & -\tilde{\rho}_i^X \delta_i \psi_i + v_i^X \hat{\kappa}_{i,j}^X - \rho_i^X \kappa_{j,i}^X \\ \tilde{v}_i^Y \gamma_i + v_i^Y \hat{\kappa}_{i,j}^Y - \rho_i^Y \kappa_{j,i}^Y & \tilde{v}_i^Y \psi_i - \tilde{\rho}_i^Y \mu_i^Y + v_i^Y \hat{\omega}_{i,j}^Y - \rho_i^Y \omega_{j,i}^Y \end{pmatrix}$$

$$M_{ij} = \begin{pmatrix} \alpha_i^X & 0 \\ 0 & \alpha_i^Y \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} v_i^X \omega_{i,j}^X - \rho_i^X \hat{\omega}_{j,i}^X & v_i^X \kappa_{i,j}^X - \rho_i^X \hat{\kappa}_{j,i}^X \\ v_i^Y \kappa_{i,j}^Y - \rho_i^Y \hat{\kappa}_{j,i}^Y & v_i^Y \omega_{i,j}^Y - \rho_i^Y \hat{\omega}_{j,i}^Y \end{pmatrix}.$$

In den Matrizen auf der Diagonalen befinden sich 2×2 Blöcke, die neben Einträgen für die Migration auch Einträge für die lokale Dynamik enthalten. Die anderen Blöcke sind rein durch die Migration erzeugt.

5.3.2 Vereinfachung auf homogene Habitate

Im allgemeinsten Fall wird dieses Modell durch mehr als 40 Parameter beschrieben, was eine strukturierte Analyse sehr schwer macht. Aus diesem Grund soll zunächst der homogene Fall untersucht werden. Hierbei werden die Habitate und die Dynamik darin als gleich angenommen, was dazu führt, dass einige Parameter nun den gleichen Wert haben und die Jacobimatrix folgendermaßen geschrieben werden kann:

$$J = \begin{pmatrix} L & M \\ M & L \end{pmatrix} \quad (5.25)$$

$$L = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \alpha \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} \tilde{v}^X \phi - \tilde{\rho}^X \tilde{\delta} \mu^X - \tilde{\rho}^X \delta \gamma + v^X \hat{\omega}^X - \rho^X \omega^X & -\tilde{\rho}^X \delta \psi + v^X \hat{\kappa}^X - \rho^X \kappa^X \\ \tilde{v}^Y \gamma + v^Y \hat{\kappa}^Y - \rho^Y \kappa^Y & \tilde{v}^Y \psi - \tilde{\rho}^Y \mu^Y + v^Y \hat{\omega}^Y - \rho^Y \omega^Y \end{pmatrix}$$

$$M = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \alpha \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} v^X \omega^X - \rho^X \hat{\omega}^X & v^X \kappa^X - \rho^X \hat{\kappa}^X \\ v^Y \kappa^Y - \rho^Y \hat{\kappa}^Y & v^Y \omega^Y - \rho^Y \hat{\omega}^Y \end{pmatrix}.$$

Wie für das 1-Habitat System soll nun die Korrelation der einzelnen Parameter mit der Stabilität betrachtet werden. Hierzu wurde in Abbildung 5.5 für alle Parameter ein plausibles Intervall angenommen, welche auch in Tabelle 5.3 für Szenario (1) niedergeschrieben sind.

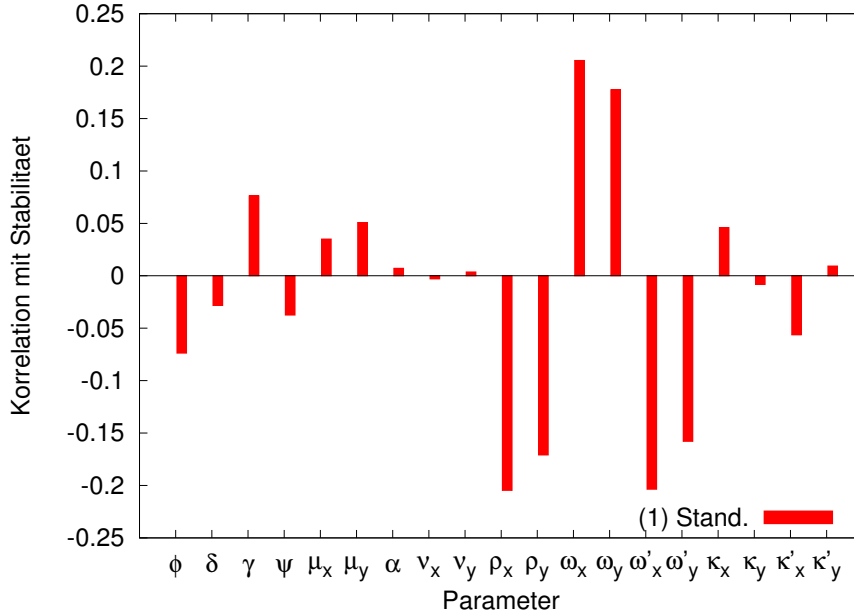


Abbildung 5.5: Korrelation der einzelnen Parameter des Standardszenarios für 2 Habitate mit der Stabilität des Fixpunktes. Hierfür wurden 10^5 Räuber-Beute Systeme 10 mal untersucht und der Mittelwert darüber genommen.

Die Wahl der lokalen Parameter entsprechen dem Fall (1) aus Tabelle 5.2 für nicht weiter eingeschränkte 1-Habitat Systeme mit plausiblen Parameterintervallen. Die Wahl der Skalenparameter v^u und ρ^u ergibt sich aus der Definition im maximalen Intervall $[0;1]$ und die Exponentenparameter werden maximal quadratisch, entweder im Zähler (+2) oder im Nenner (−2) der Funktion bezogen auf die entsprechende Spezies gewählt. Für diesen Fall reduziert sich der Anteil der stabilen Systeme von 93,9% auf 22,7%. Die Einflüsse der lokalen Parameter bleibt weitestgehend erhalten. Die Skalenparameter für den Biomassenzuwachs durch Migration haben für die Beute einen minimalen negativen und für den Räuber einen minimalen positiven Einfluss. Diese sind jedoch so klein, dass sie nicht erwähnenswert sind. Der Anteil der durch Migration an Biomasse verloren geht, hat bei einem steigenden Wert einen destabilisierenden Einfluss. Bei den Exponentenparametern bzw. Elastizitäten der Migrationsfunktion sieht man einen stabilisierenden Einfluss, wenn die Migrationsfunktion sensibler im Bezug auf sich selbst im Ausgangshabitat rea-

giert. Gleichzeitig würde ein höherer Wert in der Sensitivität bezogen auf das Zielhabitat das System destabilisieren. Diese Effekte sind ähnlich wie der stabilisierende Einfluss der quadratischen Mortalität zu werten. Anhand der Einträge der Jacobimatrix gesprochen, führen diese Konstellationen eher zu negativen Einträgen auf die Diagonalen der Jacobimatrix und machen stabile Systeme wahrscheinlicher. Die Einflüsse der Elastizitäten κ sind eher gering und je nach Habitat der Bezugsspezies genau umgekehrt zu sehen. Eine sensitive Beutemigration bezüglich des Räubers im Ausgangshabitat stabilisiert (*prey escape*) wohingegen der Bezug auf das Zielhabitat destabilisierend wäre. Die Korrelationen mit den Räuberpopulationen sind deutlich geringer.

Im Folgenden sind neben diesem so definierten Standardszenario noch neun weitere mit den zugehörigen Parametern (siehe Tabelle 5.3) erwähnt und werden über die Korrelationen und den Anteil der stabilen Netze ausgewertet.

Szen.	ϕ	δ	γ	ψ	μ^X	μ^Y	α	ν^X	ν^Y	ρ^X	ρ^Y	ω^X	ω^Y	$\hat{\omega}^X$	$\hat{\omega}^Y$	κ^X	κ^Y	$\hat{\kappa}^X$	$\hat{\kappa}^Y$
(1) Stand.	[0;1]	[0;1]	[0;2]	[0;1]	[1;2]	[1;2]	$[10^{-3}; 10^1]$	[0;1]	[0;1]	[0;1]	[0;1]	[-2;2]	[-2;2]	[-2;2]	[-2;2]	[-2;2]	[-2;2]	[-2;2]	[-2;2]
(2) Diff.	[0;1]	[0;1]	[0;2]	[0;1]	[1;2]	[1;2]	$[10^{-3}; 10^1]$	[0;1]	[0;1]	[0;1]	[0;1]	1	1	0	0	0	0	0	0
(3) Jans95	1	[0;1]	[0;1]	1	2	1	$[10^{-3}; 10^1]$	[0;1]	[0;1]	[0;1]	[0;1]	1	1	0	0	0	0	0	0
(4) Jans01	1	[0;1]	[0;1]	1	2	1	$[10^{-3}; 10^1]$	0	[0;1]	0	[0;1]	0	1	0	0	0	0	0	0
(5) Huang	1	[0;1]	[0;1]	1	2	1	$[10^{-3}; 10^1]$	0	[0;1]	0	[0;1]	0	1	0	0	0	[-1;0]	0	0
(6) Abrams	1	[0;1]	[0;1]	1	2	1	$[10^{-3}; 10^1]$	0	[0;1]	0	[0;1]	0	1	0	0	0	$-\hat{\kappa}^Y$	0	$[0; \frac{\lambda^b}{4h}]$
(7) ElAbdllaoui	1	[0;1]	1	1	2	1	$[10^{-3}; 10^1]$	[0;1]	[0;1]	[0;1]	[0;1]	1	1	0	0	1	-1	0	0
(8) Mchich	1	1	1	1	0	1	$[10^{-3}; 10^1]$	[0;1]	[0;1]	[0;1]	[0;1]	1	1	0	0	[0;1]	0	0	0

Tabelle 5.3: Gegenüberstellung der Parameter, die unterschiedliche Modelle beziehungsweise Szenarios darstellen. Diese sind nach der lokalen Dynamik in Abschnitte eingeteilt. Zum Teil handelt es sich um in anderen Arbeiten untersuchte Modelle (Szenarien (3) - (8)) aber auch konstruierte Szenarien, wie das ganz allgemeine Szenario ((1) Stand.) und die Einschränkung auf Diffusion ((2) Diff.)

Szenario (1) und (2) weisen, wie oben erwähnt, lokal keine größeren Einschränkungen auf und bieten für die Sensitivität der Jagd bezogen auf die Beutebiomasse γ sogar die Möglichkeit des quadratischen Zusammenhangs. Während Szenario (1) plausible Intervalle für alle Migrationsparameter zulässt, beschreibt Szenario (2) ein einfaches Diffusionsszenario.

Die folgenden vier Szenarien (3) - (6) sind in der lokalen Dynamik zunächst eingeschränkt und entsprechen der als beliebt definierten Konfiguration (7) aus dem 1-Habitat System. Die Beute wächst logistisch und wird maximal linear von den Räubern, die sich nicht gegenseitig stören, gejagt. Die Räuber weisen nur eine lineare Mortalität auf. Szenario (3) wird unter anderem von Jansen [61] verwendet und beschreibt Diffusion von Räuber und Beute, während sich Szenario (4) [62] nur auf Räuberdiffusion beschränkt. Huang und Diekmann [58] verringern die Emigrationsrate des Jägers eines Habitats in Abhängigkeit vom Beuteangebot auf dem selbigen, was $\kappa^Y = [-1;0]$ in

Szenario (5) zulässt. In der Arbeit von Abrams und Ruokulainen [2] wird direkt von adaptiver Migration gesprochen, was so umgesetzt wird, dass ein Räuber seine Migration sowohl anhand der Beutepopulation im Ausgangshabitat als auch der Population im Zielhabitat variiert. Dies führt zum Setzen von κ^Y und $\hat{\kappa}^Y$ für Szenario (6).

Die letzten beiden Szenarien (7) ElAbdllaoui [34] und (8) Mchich [88] schränken die lokale Dynamik weiter ein und lassen die Beute vor dem Räuber fliehen (κ^X), wobei El Abdllaoui et al. noch zusätzlich den Räuber bei guter Beutedichte in seinem Starthabitat sesshafter gestaltet ($\kappa^Y < 0$).

In Abbildung 5.6 sind die errechneten Korrelationen der Parameter mit der Stabilität aufgezeigt. Die einzelnen Szenarien sind hier grob nach der lokalen Dynamik aufgeteilt, wobei in der dritten Grafik die Szenarien (7) ElAbdllaoui und (8) Mchich trotz unterschiedlicher Dynamik zusammengefasst wurden. An dieser Stelle sei nochmal erwähnt, dass es logischerweise für feste Werte keine Korrelation gibt und somit Szenarien mit vielen vorgegebenen Konstanten Parametern per se weniger Balken und somit Erkenntnisse aufweisen (siehe (8) Mchich in Abbildung 5.6 unten). Meist kommen die stärkeren Einflüsse der Parameter durch die lokale Dynamik. Eine Ausnahme bieten natürlich Systeme mit klar bestimmter Dynamik aber auch das Szenario (1) Stand., da hier alle Migrationsparameter in einem sehr weiten Intervall gewählt werden und somit Effekte stärker ausfallen können. Analytisch kann man diese Aussage auf die Potenz der Einträge bezüglich der Veränderungen von Elementen der Stabilität bestimmenden Jacobimatrix beziehen.

Szenario	1-Patch	2-Patch
(1) Stand.	93,9%	22,7%
(2) Diff.	93,9%	92,4%
(3) Jans95	69,3%	69,3%
(4) Jans01	69,3%	69,3%
(5) Huang	69,3%	55,2%
(6) Abrams	69,3%	69,3%
(7) ElAbdllaoui	100,0%	62,5%
(8) Mchich	0,0%	0,0%

Tabelle 5.4: Prozentualer Anteil an Systemen mit einem stabilen Fixpunkt für die entsprechenden Parameter mit und ohne Migration.

In Tabelle 5.4 sind die Unterschiede in der Stabilität zwischen dem 1-Habitat System (isoliert, also rein lokal) und dem 2-Habitat System niedergeschrieben. Es sei erwähnt, dass diese Werte sich auf die in diesem Abschnitt der Arbeit genutzten Definition der Stabilität über

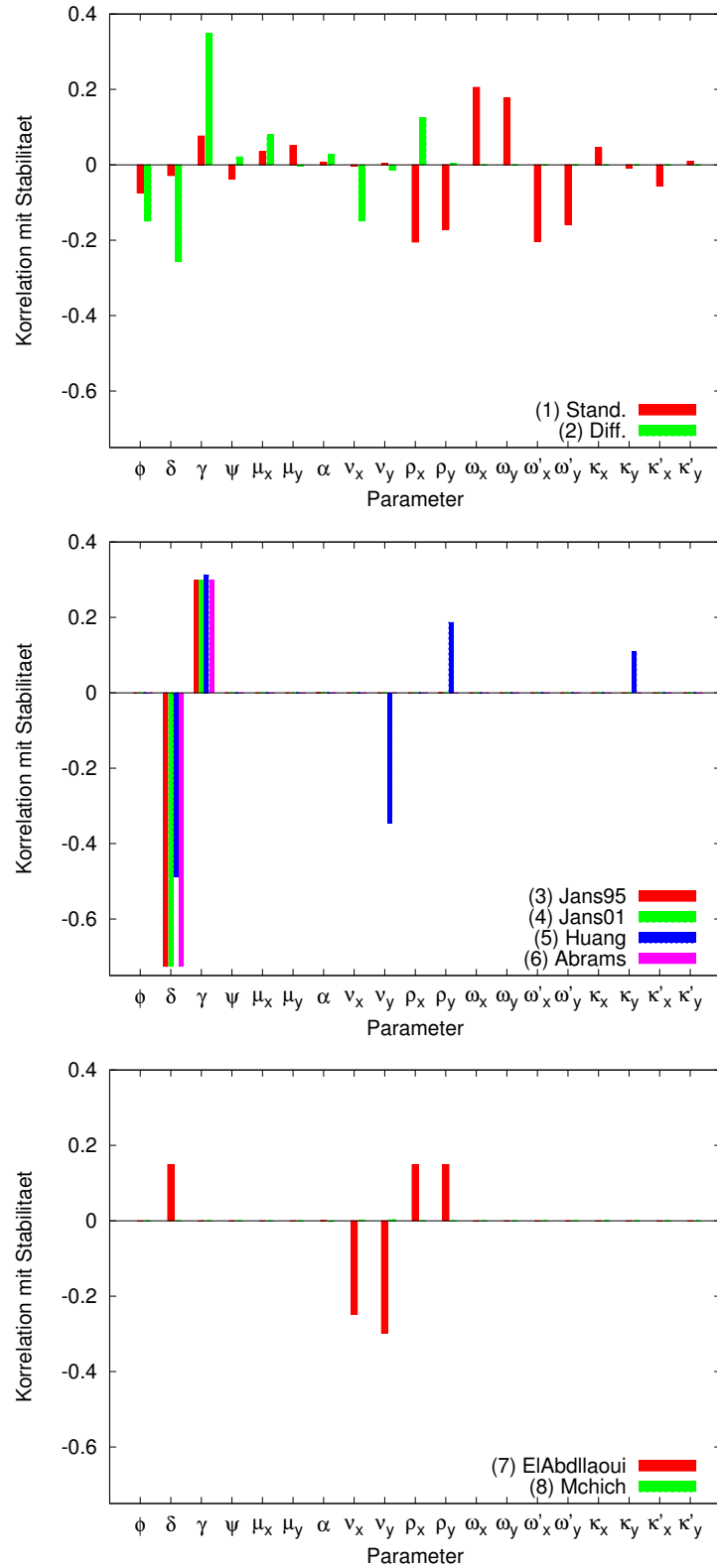


Abbildung 5.6: Korrelation der einzelnen Parameter aus Tabelle 5.3 mit der Stabilität des Fixpunktes. Hierfür wurden 10^5 Räuber-Beute Systeme 10 mal untersucht und der Mittelwert darüber genommen. Die Grafiken sind anhand der lokalen Dynamik gruppiert, wie Tabelle 5.3. Oben die Dynamik mit freien Parametern (Tabelle 5.2), in der Mitte die beliebte Dynamik mit z.B. Holling Typ 2 und unten zwei Einzelfälle.

die Stabilität eines vorhandenen Fixpunktes ergibt. In vorhandenen Arbeiten, wie die von Gross et al. [48], aber auch in den vorherigen Abschnitten wurden die stabilisierenden Einflüsse generalisierter Parameter aufgezeigt. Es ist nun nicht verwunderlich, dass die erste Gruppe einen höheren Wert der Stabilität aufweist. Hier sind unter anderem höhere Werte für Sensitivität bezüglich der Beute in der Jagd (γ) und geringere Exponenten für die Ressourcenaufnahme (ϕ) und Jägerstörung (ψ) möglich. Für die beiden Einzelfälle (7) ElAbdllaoui und (8) Mchich liegen zwei konträre Situationen vor. Während in dem Modell von Mchich nie ein stabiler Fixpunkt möglich sein kann, liegt bei ElAbdllaoui immer ein solcher vor.

Nimmt man ein zweites Habitat dazu erreicht man im besten Fall, dass die Anzahl der stabilen Netze nicht abnimmt. Alle Werte in Tabelle 5.4 sind für 2 Habitats (rechte Spalte) also kleiner oder gleich der linken Spalte für 1 Habitat.

Betrachtet man nun die Korrelationkoeffizienten der Migrationsparameter, lassen sich für die Biomassenabnahme durch Migration Parameter finden, die mit höheren Werten eine höhere Wahrscheinlichkeit haben stabile Systeme zu haben. Interessant ist, dass sich diese Erkenntnis für Skalenparameter (Abbildung 5.7 oben) nur auf Parameter bezieht, die den Anteil an Biomassenabnahme durch Migration (ρ) darstellen. Die Migration aus einem Habitat heraus kann durchaus als selbstregulierender Effekt der Spezies verstanden werden und ist dann auch nur eine andere Art der Mortalität. Der lokal zugehörige Skalenparameter (δ) zeigt auf, dass mehr Biomassenverlust durch Mortalität besser ist.

Für die Elastizitäten bzw. Exponentenparameter der Migrationsfunktionen (Abbildung 5.7 unten) gilt fast ausschließlich für den Standardfall merkbare Einflüsse der Migration auf die Stabilität. Wie vorher angesprochen liegt dies an den weiten Intervallen für die entsprechenden Parameter. Einzige Ausnahme bildet der Parameter κ^Y für Szenario (5) Huang. In diesem Modell beschreibt der Parameter mit dem Intervall $[-1;0]$ den Effekt, dass Jäger bei hoher Beutedichte weniger migrieren wollen. Hier bedeuten höhere Werte eine geringere Sensitivität bezüglich der Beutedichte.

5.3.3 Analytischer Ansatz

Durch die oben getroffene Vereinfachung der Betrachtung homogener Habitats, lässt sich die Berechnung der Eigenwerte weiter vereinfachen. Unter Hinzunahme der *master stability function* [94] lässt sich die Dimension des vorliegenden Problems gemäß Gleichung (5.26) reduzieren.

$$\lambda(J) \Rightarrow \lambda^\pm(J') := \lambda^\pm(L \pm M) \quad (5.26)$$

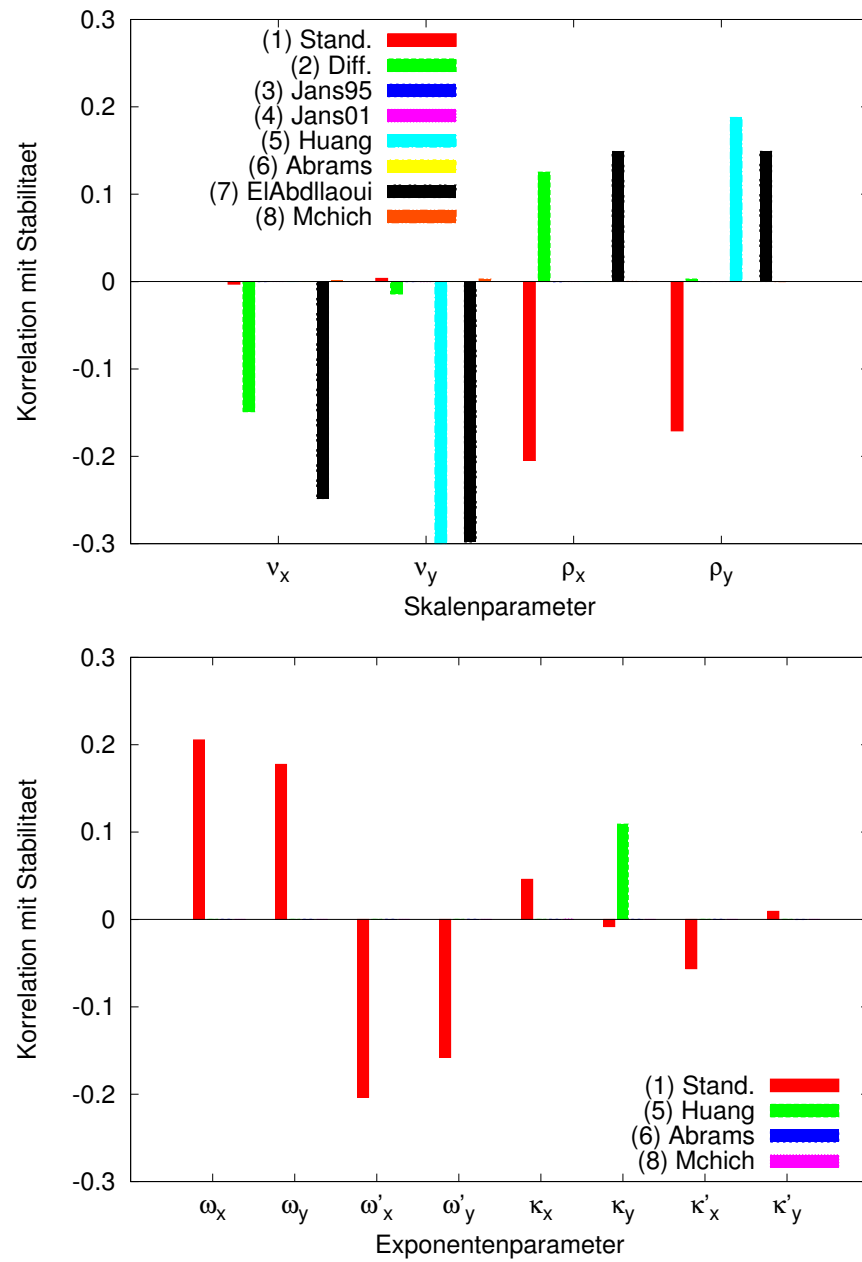


Abbildung 5.7: Gegenüberstellung der Korrelation der Parameter, die die Migration betreffen. Die Grafiken sind aufgeteilt nach den Skalenparametern (oben) und den Exponentenparametern (unten).

Somit muss man statt des Eigenwertproblems der Dimension vier, zwei Eigenwertprobleme der Dimension zwei lösen. Der Grund dafür ist die Adjazenzmatrix der Habitate. Diese lautet

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix} \quad (5.27)$$

und liefert die Eigenwerte $\lambda(A(J)) = \{-1; +1\}$ und führt mit der allgemeinen Darstellung der *master stability function* für Fixpunktsysteme

$$\lambda(J) \Rightarrow \bar{\lambda}(J') := \bar{\lambda}(L + \lambda(A(J))M) \quad (5.28)$$

zu oben stehender Gleichung (5.26).

Die Jacobimatrix reduziert das in dem hier vorliegenden Fall auf

$$J' = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \alpha \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} \hat{v}^X \phi - \hat{\rho}^X \delta \mu^X - \hat{\rho}^X \delta \gamma + (\nu^X \mp \rho^X)(\hat{\omega}^X \pm \omega^X) & -\hat{\rho}^X \delta \psi + (\nu^X \mp \rho^X)(\hat{\kappa}^X \pm \kappa^X) \\ \hat{v}^Y \gamma + (\nu^Y \mp \rho^Y)(\hat{\kappa}^Y \pm \kappa^Y) & \hat{v}^Y \psi - \hat{\rho}^Y \mu^Y + (\nu^Y \mp \rho^Y)(\hat{\omega}^Y \pm \omega^Y) \end{pmatrix}.$$

Eine allgemeine Vereinfachung der Eigenvektoren ist für homogene Habitate auch einfach möglich. So lassen sich die Eigenvektoren des vierdimensionalen Systems durch die des zweidimensionalen Systems ausdrücken:

$$\begin{pmatrix} L_1 & L_2 & M_1 & M_2 \\ L_3 & L_4 & M_3 & M_4 \\ M_1 & M_2 & L_1 & L_2 \\ M_3 & M_4 & L_3 & L_4 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \xi_1 \\ \xi_2 \\ \xi_3 \\ \xi_4 \end{pmatrix} = \lambda \begin{pmatrix} \xi_1 \\ \xi_2 \\ \xi_3 \\ \xi_4 \end{pmatrix} \quad (5.29)$$

$$\begin{pmatrix} L_1 + M_1 & L_2 + M_2 \\ L_3 + M_3 & L_4 + M_4 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \xi_1^+ \\ \xi_2^+ \end{pmatrix} = \lambda^+ \begin{pmatrix} \xi_1^+ \\ \xi_2^+ \end{pmatrix} \quad (5.30)$$

$$\begin{pmatrix} L_1 - M_1 & L_2 - M_2 \\ L_3 - M_3 & L_4 - M_4 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \xi_1^- \\ \xi_2^- \end{pmatrix} = \lambda^- \begin{pmatrix} \xi_1^- \\ \xi_2^- \end{pmatrix}, \quad (5.31)$$

wobei $\lambda = \{\lambda^+; \lambda^-\}$ gesetzt werden kann und somit erhält man durch geschicktes Einsetzen (Gleichungen (5.30) und (5.31) nach λ^\pm auflösen und in Gleichung (5.29) einsetzen) folgende Bedingungen für die Eigenvektoren:

$$'_{+}': \quad \xi_2^{1,2} \text{ bel.} \quad ; \quad \xi_1^{1,2} = \frac{\xi_2^{1,2} \xi_1^{+1,2}}{\xi_2^{+1,2}} \quad ; \quad \xi_3^{1,2} = \xi_1^{1,2} \quad ; \quad \xi_4^{1,2} = \xi_2^{1,2} \quad (5.32)$$

$$'-': \quad \xi_2^{3,4} \text{ bel.} \quad ; \quad \xi_1^{3,4} = \frac{\xi_2^{3,4} \xi_1^{-1,2}}{\xi_2^{-1,2}} \quad ; \quad \xi_3^{3,4} = -\xi_1^{3,4} \quad ; \quad \xi_4^{3,4} = -\xi_2^{3,4}. \quad (5.33)$$

Aus diesen Bedingungen lässt sich die folgende Gleichung (5.34) des Eigenwertproblems vierdimensional, jedoch reduziert, schreiben.

$$\begin{pmatrix} L_1 & L_2 & M_1 & M_2 \\ L_3 & L_4 & M_3 & M_3 \\ M_1 & M_2 & L_1 & L_2 \\ M_3 & M_4 & L_3 & L_4 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \xi_1 \\ \xi_2 \\ \pm \xi_1 \\ \pm \xi_2 \end{pmatrix} = \lambda \begin{pmatrix} \xi_1 \\ \xi_2 \\ \pm \xi_1 \\ \pm \xi_2 \end{pmatrix} \quad (5.34)$$

Für unsere Zwecke vereinfacht formuliert, weisen die Eigenvektoren die Richtung, in die sich kleinste Störungen vom Fixpunkt ausbreiten. Das Maß bzw. die Stärke wird durch den Eigenwert beschrieben. Negative Eigenwerte deuten in Richtung des Fixpunktes, positive davon weg.

In oben beschriebenen Eigenvektoren des vierdimensionalen Systems, beschreiben die beiden ersten Einträge die Entwicklung bzw. Richtung für das erste Habitat und die beiden letzten eben selbiges für das zweite Habitat. Dadurch dass die Einträge der Eigenvektoren für das zweite Habitat die gleichen Einträge wie die des ersten Habitats vorweisen und beide Vorzeichen eine Lösung darstellen, führt dies zu zwei existierenden Lösungen. Zum einen gibt es ein Eigenvektorpaar was beide Habitate in die gleiche Richtung stört und ein zweites was zu einer Störung in entgegengesetzte Richtungen führt. Wie sich das System letztendlich verhält ist durch den Eigenvektor zum betragsgrößten Eigenwert gegeben. Ein Beispiel, was aus dieser allgemeinen Eigenvektorkombination folgen kann, wird im kommenden Abschnitt durchgespielt und bezieht sich auf synchrone und antisynchrone Oszillationen.

5.4 ANWENDUNG AUF EIN KONVENTIONELLES SYSTEM

Als Basis für diese Untersuchungen wurde das Räuber-Beute Modell von Abrams und Ruokulainen [2] herangezogen. Hierbei handelt es sich um eine adaptive Migration, bei der nur der Räuber migriert und dies in Abhängigkeit von den Wachstumsraten in beiden Habitaten macht.

Das Modell lautet in konventioneller Schreibweise:

$$\begin{aligned}\dot{R}_i &= R_i(r - kR_i) - \frac{CR_i}{1 + ChR_i}N_i \\ \dot{N}_i &= N_i \underbrace{\left(b \frac{CR_i}{1 + ChR_i} - d\right)}_{W_i} - mN_i \exp[-\zeta(W_i - W_j)] \\ &\quad + mN_j \exp[-\zeta(W_j - W_i)].\end{aligned}\quad (5.35)$$

Wie man aus dem Gleichungssystem (5.35) aber auch aus der Tabelle 5.3 ((6) Abrams) sehen kann, wird die Beute durch logistisches Wachstum beschrieben und wird mittels Holling Typ 2 Dynamik durch den Räuber gejagt. Der Räuber nimmt die Biomasse der Beute auf und hat einen linearen Mortalitätsterm. Die Summe dieser beiden Terme für den Räuber werden als Wachstumsrate W_i für das Habitat i definiert. Die Migration erfolgt über eine Funktion, die die Differenz der Wachstumsraten der beiden Habitate als Exponent hat und daher auch zu einer Grundmigration führt wenn die Wachstumsraten gleich sein sollten. Für weitere Details zum Modell verweise ich an dieser Stelle auf die entsprechende Arbeit von Abrams und Ruokulainen [2]. Im Folgenden wird das Gleichungssystem (5.35) durch Auswahl eines Parametersatzes festgelegt. Festgelegt werden $r = k = C = 1$, $b = \frac{1}{4}$, $h = 3$, $d = \frac{1}{50}$ und $m = \frac{1}{2000}$. Die Fitnesssensitivität, als welche man das ζ ansehen kann, wird im folgenden variiert, um die Dynamik zu beeinflussen. Somit erhält man das folgende Gleichungssystem:

$$\begin{aligned}\dot{R}_i &= R_i - R_i^2 - \frac{R_i}{1 + 3R_i}N_i \\ \dot{N}_i &= N_i \underbrace{\left(\frac{1}{4} \frac{R_i}{1 + 3R_i} - \frac{1}{50}\right)}_{W_i} - \frac{1}{2000}N_i \exp[-\zeta(W_i - W_j)] \\ &\quad + \frac{1}{2000}N_j \exp[-\zeta(W_j - W_i)].\end{aligned}\quad (5.36)$$

Entkoppelt man die Systeme, indem die Migration zwischen den Habitaten entfernt wird ($m = 0$), liegt in dem hier über die Parameter festgelegten Fall, ein oszillierendes System vor. Die Beute R ist in ihrem Habitat sehr nah an der Aussterbeschwellen aber schafft es immer wieder sich zu erholen. Der entsprechende Räuber N schwingt leicht phasenverschoben, jedoch für dieses System mit größerer Biomasse, mit. Die entsprechende Darstellung der Zeitreihen befindet sich in Abbildung 5.8.

Koppelt man die Systeme nun mittels der Migration, so wie es auch in den ursprünglichen Gleichungen (5.36) dargestellt ist, liefert, wie schon oben erwähnt, die Fitnesssensitivität ζ für unterschiedliche Werte unterschiedliche Szenarien. Setzt man $\zeta = 0$, erhält man eine fitnessunabhängige Migration, auch bekannt als Diffusion oder zufällige Migration, die in den vorherigen Teilen stets Gegenstand

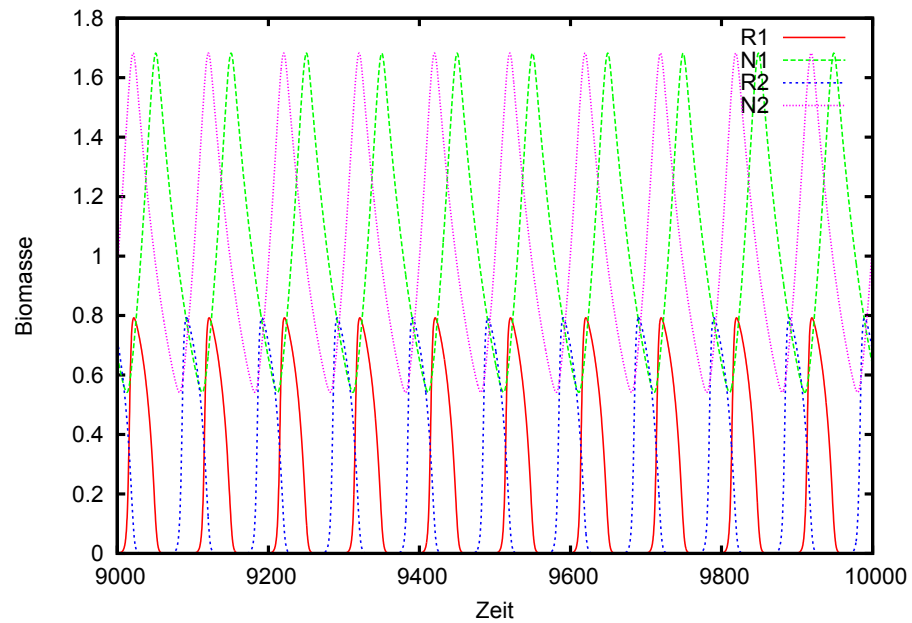


Abbildung 5.8: Die Dynamik zweier ungekoppelter Systeme. Die Zeitreihen verhalten sich gleich und weisen nur aufgrund unterschiedlicher Startwerte eine Phasenverschiebung zwischen den Habitaten auf.

der Untersuchung war. Für Parameter $\zeta > 0$ hat man eine adaptive Migration. Interessant sind die zugehörigen Zeitreihen, die in Abbildung 5.9 dargestellt sind.

Die Systeme für die zufällige Migration synchronisieren sich recht schnell und genauso wie in dem isolierten System schwingen sie bei gleicher Amplitude und auch Periode ($T = 200$).

Wählt man nun einen höheren Wert für die Fitnesssensitivität (hier $\zeta = 70$), ist wie in Abbildung 5.9 zu sehen, ein anderes dynamisches Verhalten des Gesamtsystems präsent. Es tritt eine anti-Synchrone Oszillation der beiden Habitats zueinander auf. Für die Spezies innerhalb der Habitats liegt eine deutlich kleinere Periode (ca. 70) vor und man sieht den Vorteil durch die adaptive Migration für den Räuber, dadurch dass er leicht höhere Biomassendichten erreicht. Für die Beute bedeutet dies natürlich leicht niedrigere Dichten.

Nun können wir mit der bisherigen Definition von Stabilität, die in diesem Kapitel der Arbeit geprägt wurde, keine neuen Erkenntnisse sammeln. Vom Standpunkt der Fixpunkte sind beide Varianten instabil und auch bei Betrachtung der Robustheit sind beide identisch, in diesem Fall mit einer Robustheit von 1. Eine Kenngröße, die in diesem Fall die Stabilität für beide Fälle unterschiedlich darstellen würde, wäre die Stärke der Fluktuationen. In diesem Fall sind die Gesamtbiomassen des Systems für die einzelnen Spezies und beide Szenarien in Abbildung 5.10 dargestellt. Durch die antisynchrone Oszillation liegt in dem einen Habitat ein Minimum einer Spezies vor,

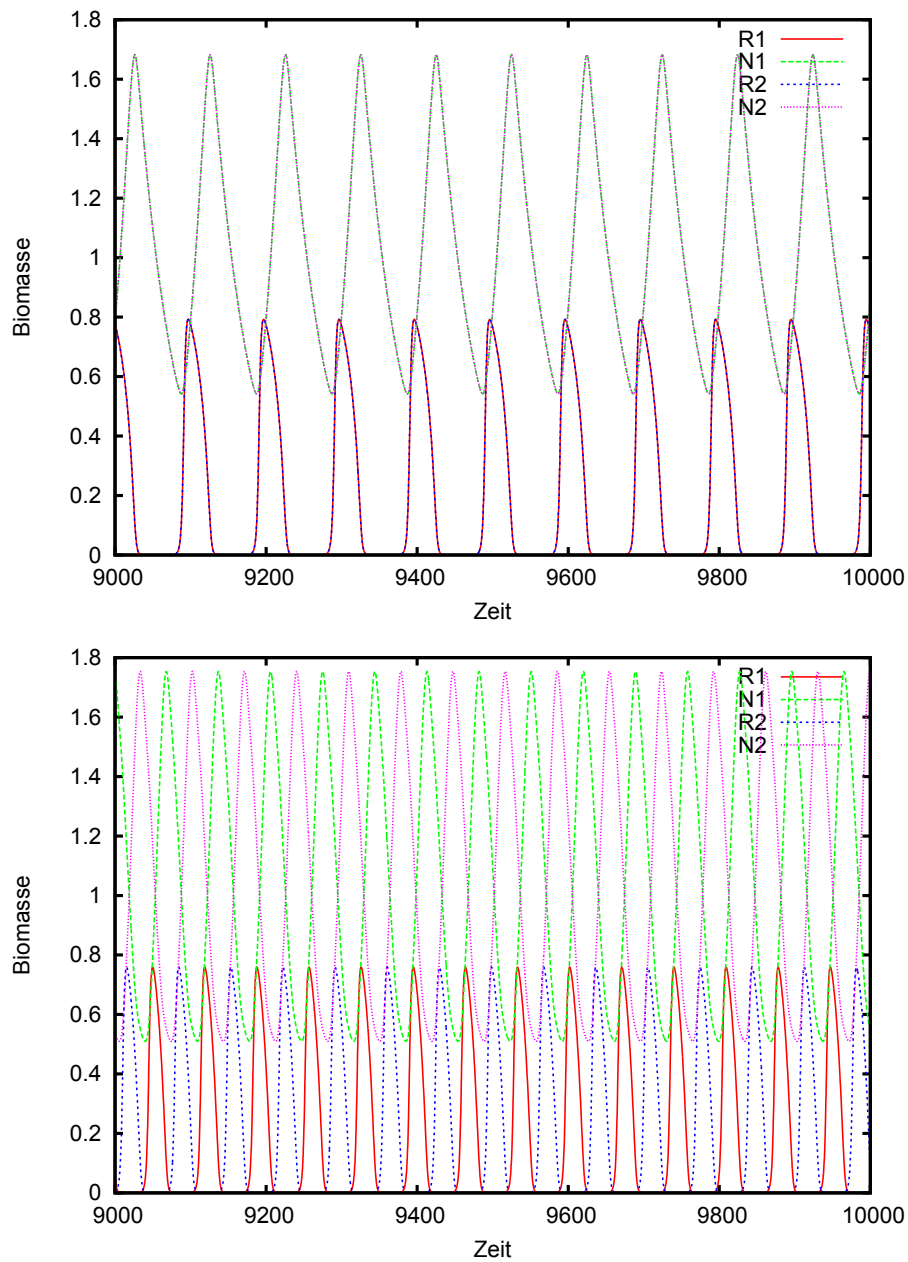


Abbildung 5.9: Bei Diffusion (oben) synchronisieren sich die Patches und man beobachtet das gleiche Verhalten wie für das isolierte System. Für leichte adaptive Migration (unten, hier: $\zeta = 70$) erhalten wir asynchrone Oszillationen mit größerer Amplitude und Frequenz.

während in dem anderen Habitat ein Hochpunkt vorliegt. Dadurch wird zwar die Gesamtbiomasse geringer gehalten, jedoch fallen die Fluktuationen kleiner aus und selbst die Beutepopulation ist für die Gesamtbiomasse merklich von der Aussterbeschwellen entfernt.

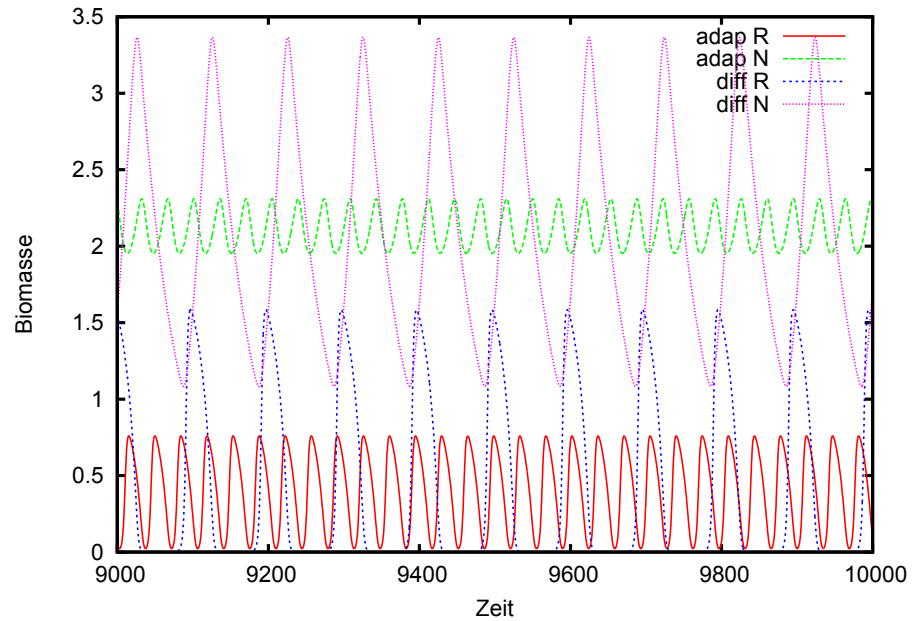


Abbildung 5.10: Durch die asynchronen Oszillation weisen die Populationen für die adaptive Migration weitaus geringere Fluktuationen auf.

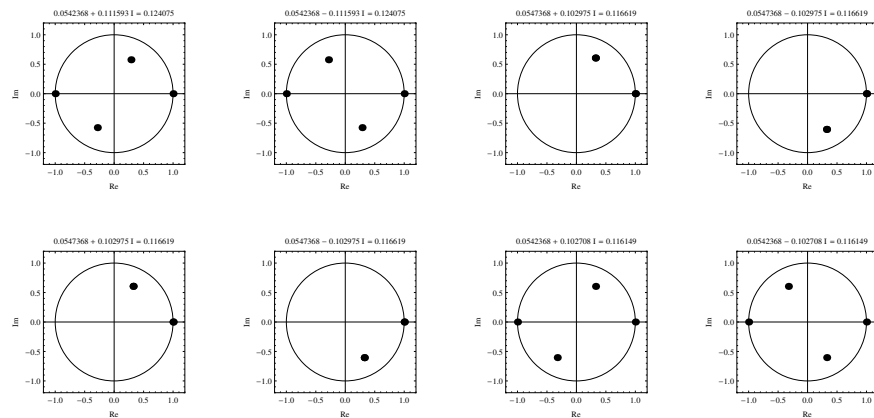


Abbildung 5.11: Beispiel der Einträge der Eigenvektoren mit zugehörigen Eigenwerten für adaptive Migration (oben) und Diffusion (unten).

Stellt man sich nun die Frage nach den Gründen für den Wechsel der Oszillationsart, so hat der vorherige Teil dieses Kapitel einen Hinweis auf die Eigenvektoren gegeben. In [Abbildung 5.11](#) sind die entsprechenden vier Eigenvektoren mit ihren jeweiligen Einträgen in

einer komplexen Ebene dargestellt. In der oberen Reihe sind die Eigenvektoren der adaptiven Migration und unten die zur Diffusion gehörigen Eigenvektoren. Die Sortierung der Eigenvektoren ist anhand der Absolutwerte der Eigenwerte vorgenommen. In beiden Reihen ist links der betragsgrößte Eigenwert und der entsprechende Eigenvektor aufgeführt. Die Eigenvektoren, bei denen nur zwei Punkte ersichtlich sind haben jeweils zwei gleiche Werte für die jeweiligen Habitate, was einem synchronen Verhalten zuzuordnen ist. Eigenvektoren mit genau entgegengesetzten Einträgen gehören zu einem antisynchronen Verhalten. Für die adaptive Migration besitzt der betragsgrößte Eigenwert also einen Eigenvektor der zu antisynchronen Oszillationen führt. Der Winkel zwischen den Punkten entspricht genau dem Versatz in der Periode zwischen Räuber und Beute.

Für das vorliegende System soll nun gezeigt werden, wann dieser Wechsel im Typ der Oszillation stattfindet. Dazu wurden die entsprechenden Beträge der Eigenwerte gegen den Parameter ζ aufgetragen und farblich, bezogen auf die Synchronität, unterschieden. In Abbildung 5.12 sieht man, dass ein Wechsel der Oszillation schon bei sehr kleinen Werten für ζ auftritt.

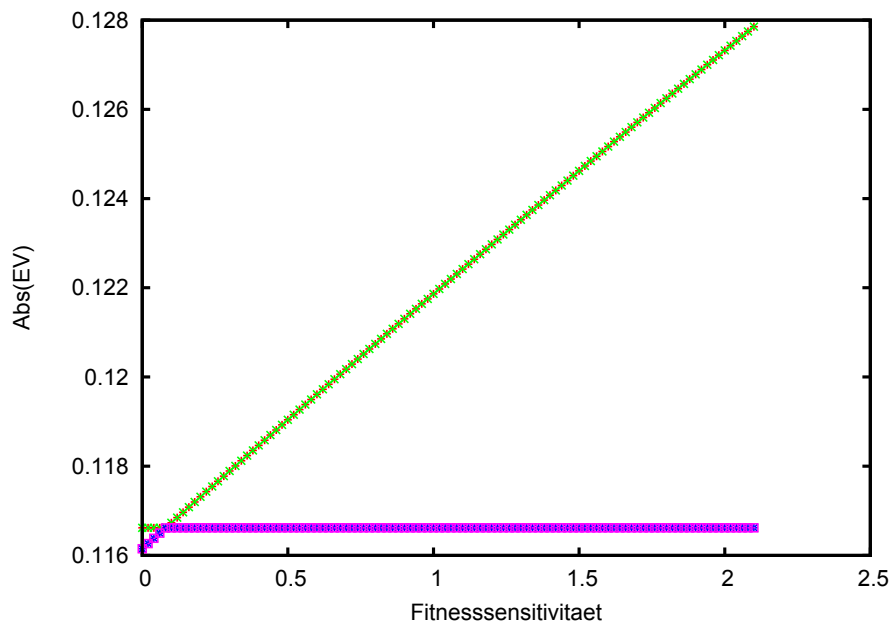


Abbildung 5.12: Entwicklung der Beträge der Eigenwertpaare für variierende Werte der Fitnesssensitivität und den daraus resultierenden Betrages der Eigenwerte. Die pinken und blauen Werte, die sich auch mit ζ nicht ändern gehören zu synchronen Oszillationen, während die roten und grünen zu antisynchronen Oszillationen gehören.

Abschließend ist zu der Kurzuntersuchung zu sagen, dass sowohl synchrone als auch antisynchrone Oszillationen für dieses Szenario

stets vorhanden sind, jedoch das letztendliche Verhalten durch die Parameter gegeben ist.

5.5 DISKUSSION

Das Hauptaugenmerk in diesem Abschnitt der Arbeit lag auf der Stabilität eines kleinen Systems, genauer gesagt eines Räuber-Beute-Modells. Erneut fand die generalisierte Methode Verwendung, da sich die Betrachtung rein auf die Stabilität des vorhandenen Fixpunktes beschränkt und genauere Betrachtung der Dynamik, welche Zeitreihen und ähnliches nutzen würde, zunächst nicht erfolgte. Abschließend wurde kurz eine explizite Dynamik diskutiert um Erkenntnisse aus den Eigenwerten aufzuzeigen und Stabilität nochmal aus einem anderen Blickwinkel zu betrachten.

Das in den Grundlagen dieser Arbeit eingeführte 1-Habitat Räuber-Beute System wurde zu Beginn dieses Abschnitts wieder aufgegriffen und weiter untersucht, nachdem es zuvor als Anschauungsmodell für den Formalismus der generalisierten Methode genutzt wurde. Zunächst wurden aus der errechneten Jacobimatrix, die für den zweidimensionalen Fall über Matrizeneigenschaften wie die Spur und Determinante ausgewertet werden kann. Mittels dieser beiden Werte bzw. deren Kombination, lassen sich Übergänge in der Stabilität durch Bifurkationen bestimmen. Die so dargestellten Flächen [44, 45, 118] entsprechen entweder Sattel-Knoten oder Hopfbifurkationen. Deren Lage im definierten Parameterraum kann somit als Stabilisierung oder Destabilisierung interpretiert werden, wenn durch Variation der Parameter das Volumen zu- bzw. abnimmt für den der Fixpunkt des Systems stabil ist. Wie in den oberen Abschnitten für größere Netze aber auch in Arbeiten anderer Autoren stellen sich bekannte Korrelationen gewisser Parameter mit der Stabilität ein.

Eine steigende Sensitivität der Ressourcenaufnahme bezogen auf die Beutedichte ϕ hat einen negativen Einfluss auf die Stabilität des Systems [48]. Dies ist in der Wahl der Parameter begründet, da das Aufnahmevermögen eher unabhängig bleiben sollte. Die Möglichkeit eine größere Aufnahme bei kleineren Beutedichten zu simulieren, was durch negative Werte für ψ eingebaut werden könnte, fand hier noch keine Beachtung und könnte Gegenstand zukünftiger Arbeiten sein. Durch die aufgezeigten Korrelationen aber auch bei der Betrachtung der Jacobimatrix für das System ist ein stabilisierender Einfluss wahrscheinlich. Für die Jagdsensitivität bezogen auf die Beutebiomasse ist die bekannte positive Korrelation zu finden (siehe oben [99] oder [48] und weitere). Die Nichtlinearität in der Mortalität μ und die Zuordnung des Einflusses über den Anteil des Biomassenverlustes durch Jagd (bzw. $1-\delta$ für andere Einflüsse) weisen einen bekannten positiven bzw. negativen Zusammenhang auf, der sich als stabilisierender Einfluss der selbstregulierenden Effekte von Spezies zusam-

menfassen lässt. Dieser wirkt umso besser, je höher der Wert des Exponentenparameters ist. Dieser Zusammenhang wurde schon im ersten Kapitel des Hauptteils aufgezeigt, ist aber auch in anderen Arbeiten, die mit anderen Stabilitätskriterien arbeiten, zu finden [65].

Die vielen freien Parameter des Systems für ein Habitat wurden durch Zunahme eines weiteren Habitats in der allgemeinsten Form noch um einige ergänzt. Prinzipiell kann jeder Parameter in jedem Habitat anders gewählt werden. Dies würde natürlich viel mehr Fälle simulieren, jedoch für die grundlegenden Betrachtungen, die hier gemacht wurden, den Rahmen sprengen. Durch Festlegung auf homogener Habitate wurde die Parameteranzahl von 38 auf 19 reduziert. Dass alle Parameter in vorher definierten Intervallen zufällig gewählt werden, wurde nur für einen allgemeinen Fall untersucht. In den anderen 7 hier vorliegenden Szenarien wurden weitere Einschränkungen getroffen, um entweder spezielle Szenarien zu kreieren oder Modelle aus bestehenden Arbeiten zu betrachten. Mehr als diese speziellen Modelle beschreiben die Parameter dennoch ganze Klassen, für die die Parameter zutreffen ohne genaue funktionale Zusammenhänge oder gar konventionelle Systemparameter vorzugeben.

In dem erwähnten allgemeinsten, hier auch als (1) *Standard* bezeichneten Fall, sind die Einflüsse der lokalen Parameter auf die Stabilität eingeschränkt, da für die Parameter der Migration sehr große Intervalle vorgegeben wurden und somit auch ein großer Einfluss auf die Einträge der Jacobimatrix und eben auf die Stabilität möglich ist. Ansonsten liegt ein sehr großer Einfluss auf die Stabilität bei den lokalen Parametern vor und die globalen Parameter wirken leicht unterstützend. Die Migrationsintensität, die durch die Parameter ν für den Biomassenzuwachs und ρ für die Biomassenabnahme durch Migration in einem Habitat verstanden werden kann, wirken zumeist destabilisierend. Nur der Anteil der Biomassenabnahme durch Migration birgt das Potential stabilisierend zu wirken. Dies ist darin begründet, dass dieser Einfluss unter Umständen lokal als Mortalität angesehen werden kann, und somit die gleichen stabilisierenden Eigenschaften hat.

Der aus dem vorherigen Kapitel erlangte Eindruck, dass Migration eher negativ für die Stabilität von Fixpunkten ist, bestätigt sich in diesem Kapitel. Für alle Szenarien wurde der prozentuale Anteil der stabilen Netze mit dem Anteil für isolierte Habitate verglichen und die Zahl war entweder gleich (dies gilt für zufällige Migration) oder geringer.

Durch die Annahme der Homogenität der Habitate lässt sich die von Pecora und Carroll [94] eingeführte *master stability function* für Fixpunkte auf das System anwenden und liefert ein auf zwei Dimensionen vereinfachtes Gleichungssystem für die Berechnung der Eigenwerte des Systems. Essentiell für die Umschreibung des vollen Systems sind die Eigenwerte der Adjazenzmatrix der Habitatverknüp-

fungen. Für gewisse Anordnungen sind die Eigenwerte offensichtlich und lassen sich oft auch auf Symmetrien im System zurückführen. Durch die entstehende Redundanz im System lassen sich diese Systeme auch unter diesem Gesichtspunkt vereinfachen [79, 29]. Ähnliches gilt für die Eigenvektoren, die in dem hier vorliegend Fall jeweils in Paaren in entgegengesetzte Richtung bei einer Störung um den Fixpunkt wirken. Dieses anschauliche Verhalten wurde anhand eines Beispiels einer adaptiven Dynamik im letzten Teil diskutiert. Je nach dem wie die Fitnesssensitivität ζ gewählt wird, zeigt das System entweder synchrone (für keine und kleine Fitnesssensitivität) oder anti-synchrone Oszillationen (für größere Werte von ζ). Wie vorher schon aufgezeigt sind stets die Eigenvektoren für beide Oszillationen präsent, jedoch kommt es darauf an welcher zugehörige Eigenwert der betragsgrößte ist.

Viele Ansätze, die sich aus dieser grundlegenden Arbeit zu dem Thema ergeben, wurden von Gramlich et al. [39] weitergeführt. Umgesetzte Aspekte sind eine genauere Analyse bezüglich der vorliegenden Bifurkationen oder auch die Abhängigkeit der stabilen Netze von festen Werten für die Skalenparameter der Migration und weitere Szenarien. So stellt die generalisierte Methode, wie auch in den vorigen Kapiteln eine sehr gute Ausgangsbasis für großflächige Untersuchungen dar. Auch ist der grundsätzliche Gedanke, dass man sich rein auf Fixpunkte beschränken muss, nicht immer angebracht. Kuehn und Gross zeigen in ihrer Arbeit [71] die Anwendbarkeit auf stabile Orbits hin und auch Gramlich et al. ziehen Schlüsse auf komplexere dynamische Strukturen, wie z.B. Musterbildung durch Turing- oder Welleninstabilitäten.

FAZIT

6.1 ZUSAMMENFASSUNG

In dieser Arbeit wurde zum einen auf systematischer Weise gezeigt, was die stabilisierenden Eigenschaften großer Nahrungsnetze sind und wie diese unterschiedlich von der Netzwerkgröße beeinflusst werden können. Zum anderen wurde untersucht, wie die Stabilität mit der Migration zwischen mehreren homogenen Habitaten zusammenhängt. Diese Fragestellungen sind wichtig, um die in der Realität bestehenden großen, stabilen Nahrungsnetze erklären zu können, aber auch mögliche Veränderungen an ihnen zu belegen, was durch einen Anstieg der Jahresdurchschnittstemperatur oder durch Einführen von neuen Spezies der Fall sein kann. Der Weg den diese Arbeit verfolgt, ist die Frage nach dem Einfluss von der Verteilung der Populationen auf einzelne Habitate, die verknüpft sind. Diese Szenarien werden durch die Zerstückelung von Landschaften immer wichtiger.

Im ersten Teil von Kapitel 3 wurden große und rein lokale Nahrungsnetze anhand der generalisierten Methode, die auf der Berechnung der Fixpunktstabilität der Dynamik basiert, untersucht. Ziel war es, unter anderem ein Gefühl für die vorliegenden Verhältnisse zwischen Komplexität und Stabilität zu bekommen und Bereiche zu erkennen, in denen ein positives Verhältnis, welches auch in anderen Arbeiten gefunden werden konnte [113, 65, 16, 66], vorherrscht. Für die genutzte Definition von stabil, d.h. für die lineare Stabilität, liegen positive Verhältnisse vor, wenn die Spezies nahe der Sättigung sind. Hier liegen generell weniger stabile Netze vor und komplexere Netze, sowohl im Sinne von mehreren Spezies als auch mehreren Verknüpfungen, lassen sich nicht so einfach destabilisieren, wie es bei einfacheren der Fall ist. Wie auch in späteren Teilen noch gezeigt wurde, neigen größere Systeme für die hier vorgestellten Szenarien zu einem einfachen dynamischen Verhalten, was gerade zu dem positiven Komplexitäts-Stabilitäts-Verhalten führt.

Während jeder Parameter für alle Spezies in den Netzen im ersten Teil gleich gewählt wurde, was durchaus der wissenschaftlichen Praxis entspricht [48], um die Komplexität nicht sofort zu groß werden zu lassen, sollte diese Einschränkung im zweiten Abschnitt untersucht werden. Analysiert wurden 10000 stabile Nischennetze mit festen Kenngrößen für die Spezieszahl ($S = 30$) und den Verknüpfungsgrad ($C = 0,15 \pm 0,01$). Unterschieden wurden die Parameter nochmal nach dem trophischen Level der Spezies. Die Systeme wurden mit realistischen Parametern bis hin zu einem eventuell vorhan-

denen Fixpunkt iteriert, aus dem sich dann die generalisierten Parameter errechnen ließen. Für alle Parameter zeigen sich erklärbare Kurven, die sich teils mit dem trophischen Level ändern. Diese Kurven lassen sich als Kenngrößen für die Kombination aus Modell und Eingangsparameter definieren. Leider sind experimentelle Daten für diese generalisierten Parameter noch nicht vorhanden. Solche Studien könnten jedoch zu einem neuen Weg führen Modelle zu bewerten.

Da die Arbeit räumlich ausgedehnte Nahrungsnetze, genauer gesagt *Netzwerke auf Netzwerken*, untersuchen soll, wurden im zweiten Kapitel des Hauptteils weitere Habitate durch unterschiedliche Anordnungen verbunden. Der Anteil an überlebenden Spezies (Robustheit) ist als weiteres Stabilitätskriterium genutzt worden, was zur Folge hatte, dass eine Anwendung der generalisierten Methode nicht möglich war. Für verschieden große lokale und räumliche Netze wurden unterschiedlich motivierte zufällige Migrationsarten (*patchwise* und *linkwise*) betrachtet. Nur kleinere Unterschiede fallen im Allgemeinen für die einzelnen Habitatanordnungen auf. Einzig die Sternentopologie mit konstanter Gesamthabitatsemigrationsrate (*patchwise*) liefert eine immense Robustheitsspitze, da sich durch die unterschiedlichen Verknüpfungsanzahlen unterschiedlicher Habitate in dieser Anordnung ein Biomassenreservoir im zentralen Habitat bilden kann. Ansonsten führt die einsetzende Migration stets zu einem leichten Robustheitsanstieg für mittlere Migrationsraten, der sich aus zwei Komponenten zusammensetzt. Zum einen werden Spezies gerettet, die bei zu geringer (bis keiner) Migration auf isolierten Habitaten aussterben würden, obwohl sie auf anderen überleben (*rescue effect*). Zum anderen können aufgrund der neuen Verknüpfungen Spezies dynamisch überleben, die ohne Migration in keinem Habitat fortbestehen würden. Auch in anderen Arbeiten wurde bereits auf den stabilisierenden Effekt moderater Migrationsraten hingewiesen [57, 52].

Im zweiten Teil dieses Abschnittes wurde für das Erreichen eines stabilen Fixpunktes gezeigt, dass der Trend genau gegenläufig zu der Stabilitätsbetrachtung über die Robustheit ist. Somit führt das Einsetzen der Migration zu Oszillationen, die zwar mehr Spezies überleben lassen, dies im Allgemeinen jedoch weniger an einem Fixpunkt passiert. Einzig der Sonderfall der Spitze für die Sterntopologie bleibt erhalten. Während sich die Robustheit auf die Diversität eines Systems fokussiert, betrachtet das Fixpunktkriterium Eigenschaften der Dynamik. Daher sind die gegenläufigen Trends nicht als Widerspruch zu werten.

Im Vergleich der beiden Kriterien sieht man, dass der Einfluss der Migration mit steigender Spezieszahl schwindet. Größere Netze sind, wie auch oben schon erwähnt, als dynamisch einfacher anzusehen. Es wäre interessant zu sehen, ob ähnliche Erkenntnisse zu erlangen sind, wenn man versucht für diese Systeme ähnliche Ergebnisse kom-

plett ohne explizite Dynamik sondern mit Kolonisations-Aussterbe-Modellen zu generieren.

Im letzten Abschnitt des Hauptteils wurde das Zusammenspiel von räumlichen und lokalen Effekten anhand eines Räuber-Beute-Systems auf zwei Habitaten untersucht. Vorbereitend wurde die Systematik anhand eines einzelnen Habitats durchgeführt. Die Methodik umfasste unter anderem das Darstellen von Bifurkationsoberflächen [44, 45, 118] und deren Veränderung bei Parametervariation, was die Ergebnisse aus den vorherigen Kapiteln bestätigte ohne neue Erkenntnisse zu bringen. Die Erweiterung auf ein zweites Habitat, was den Hauptteil dieses Abschnittes ausmacht, lieferte vor allem eine sehr große Anzahl neuer und frei wählbarer Parameter. Mit der Wahl einer homogenen Situation sowohl für die Habitate als auch die lokale Dynamik konnte dies wieder eingeschränkt und mittels 8 Beispielszenarien untersucht werden. Generell hat bei vorgegebenen Szenarien die lokale Dynamik einen sehr großen Einfluss auf die Stabilität des Fixpunktes. Dieses wird nur durch Zulassen höherer Exponenten bzw. Elastizitäten für die Migrationsfunktionen eingeschränkt. Es ist zu vermuten, dass bei einer Wahl noch größerer Sensitivität der Biomassenabhängigkeit die Migration weiter an Wichtigkeit zugewinnen kann. Für die vorliegenden Szenarien können nur positive Effekte der Migration durch Parameter, die den Biomassenverlust durch Migration beschreiben, gefunden werden, was auf die Unterstützung der lokalen Mortalitätsterme beruht. Für den Anteil der stabilen Nahrungsnetze kann gezeigt werden, dass Migration wenn überhaupt einen destabilisierenden Einfluss hat.

Das vorliegende homogene System lässt die Anwendung von Symmetrien zu. Hierdurch wird die Berechnung wieder vereinfacht und bei der Anwendung auf ein konventionelles adaptives Räuber-Beute System wurde das parameterabhängige Vorhandensein von synchronen und antisynchronen Oszillationen aufgezeigt. Durch die Nutzung von Symmetrien lassen sich auch deutlich größere homogene Systeme vereinfachen und dadurch auch schneller Aussagen über die Stabilität des Systems machen.

Abschließend ist zu dieser Arbeit zu sagen, dass die grundsätzliche Notwendigkeit des Verständnisses der Vorgänge hinter der reinen Populationsdynamik nicht wegzudiskutieren ist. Ein erster Schritt bezüglich des Themas räumlich ausgedehnter Nahrungsnetze als Netzwerke auf Netzwerken sollte mit dieser Arbeit getan sein. Für die vorliegenden generalisierten Untersuchungen gilt es die Parameterintervalle auf empirischen Daten zu gründen und die Auswahl dann erneut zu bedenken. In der konventionellen Untersuchung großer Netze wurde ein intermediärer Zustand bezüglich der Migration als ideal für die Artenvielfalt ausgemacht. Sowohl zu viel als auch zu wenig Migration führen zu keiner höheren Stabilität. Eine mögliche Anwendung dieser Aussage, nämlich die Fragmentierung von Landschaften,

ist sehr aktuell. Das Verständnis für die Gründe der Stabilität ökologischer Netze und die Einflüsse von Manipulationen egal welcher Art werden sich stets großer Beliebtheit erfreuen.

6.2 AUSBLICK

Im letzten Abschnitt dieser Arbeit sollen weitere Fragestellungen formuliert und notwendige Schritte für zukünftige Untersuchungen dargelegt werden.

Welche Erkenntnisse bringen heterogene Umstände?

Wie oben erwähnt ist die Annahme von einer homogenen Situation, welche sich z.B. durch die Auswahl gleicher Parameter bei der generalisierten Methode ausdrückt, durchaus üblich, sollte jedoch die Ergebnisse und das Potential der Migration deutlich einschränken. Mit der Vorgabe einfacher Eigenschaften an die Parameterwahl für das Netzwerk, wäre es möglich unterschiedliche Parameter zu wählen. Das ersichtlichste Beispiel mögen die trophischen Level sein, jedoch sind auch andere Kriterien, wie z.B. die Räuber- oder Beuteanzahl, möglich.

Auch würde ein Ansatz mit unterschiedlichen Spezies und Parametern der Dynamik [49] eher die Natur widerspiegeln, da dort Temperaturgradienten, unterschiedliche Landschaften oder ähnliches vorhanden ist. Die bekannten Quelle-Senke Effekte würden somit auch eine größere Rolle spielen. Lässt man diese globalen Effekte der Habitate außen vor, wäre eine Änderung des Migrationsprozesses eine Betrachtung wert. Hier könnten beispielsweise die Migrationsraten abhängig vom trophischen Level (oder wie hier abhängig vom Nischenwert) gemacht werden oder gar adaptive Migration [2] für derart große Systeme wie die hier vorliegenden betrachtet werden.

Bezogen auf die generalisierte Methode sollte diese Fragestellung durchaus zu bearbeiten sein. Durch die überaus starke Anwendbarkeit der generalisierten Methode, stellt dies von der Seite der Rechenkapazität kein Problem dar. Es bedarf dann nur einer geschickten statistischen Analyse der Ergebnisse, um die Menge der Parameter in den Griff zu bekommen und sinnvolle Aussagen zu erheben.

Lassen sich Netzwerkmodelle durch die generalisierte Methode qualitativ bewerten?

In Kapitel 3 wurden diverse Kurven für die Verteilung der generalisierten Parameter bei großen stabilen konventionellen Netzen aufgezeigt. Diese basierten jedoch alle auf dem Nischenmodell. Sicherlich ist das Nischenmodell bekannt und weit verbreitet, dennoch wurden auch nach dem Nischenmodell andere Modelle eingeführt um klei-

nere Schwächen zu beheben oder sich auf ganz andere Aspekte bei der Modellierung zu fokussieren. Interessant wären die Kurven für andere Nahrungsnetzmodelle, wie z.B. das verschachtelte Hierarchie Modell (*nested hierarchy model* [20]), das Speziationsmodell (*speciation model*) oder das Anpassungsmodell (*matching model*) von Rossberg et al. [105, 106].

Stünden empirisch gemessene Werte oder gar Kurven für die generalisierten Parameter zur Verfügung, ließen sich die Nahrungsnetzmodelle von diesem Standpunkt her bewerten.

Liefert die generalisierte Methode bezogen auf Oszillation andere Erkenntnisse?

Bisher wurde sich bei den Betrachtungen mittels der generalisierten Methode stets auf Fixpunkte bezogen. Dies ist sicherlich der intuitivste und mathematisch am einfachsten umzusetzende Fall. Alternativ besteht durch Anwendung der generalisierten Methode auch die Möglichkeit die Stabilität von Orbits zu untersuchen. Mathematisch ist das von Kuehn und Gross [71] dargestellte Vorgehen durchaus aufwändiger, jedoch könnte es zu dem großen dynamischen Komplex der Oszillation qualitative Aussagen machen, die bisher noch nicht vorhanden sind. Dies könnte unter anderem direkt dazu führen, dass die Trends ähnlicher zu denen von Persistenzuntersuchungen sein sollten.

LITERATURVERZEICHNIS

- [1] Peter A. Abrams. Adaptive foraging by predators as a cause of predator-prey cycles. *Evolutionary Ecology*, 6(1):56–72, 1992.
- [2] Peter A. Abrams and Lasse Ruokolainen. How does adaptive consumer movement affect population dynamics in consumer-resource metacommunities with homogeneous patches? *Journal of Theoretical Biology*, 277(1):99–110, may 2011.
- [3] Stefano Allesina. Predicting trophic relations in ecological networks: a test of the Allometric Diet Breadth Model. *Journal of theoretical biology*, 279(1):161–8, 2011.
- [4] Korinna T. Allhoff, Daniel Ritterskamp, Björn C. Rall, Barbara Drossel, and Christian Guill. Evolutionary food web model based on body masses gives realistic networks with permanent species turnover. *Scientific Reports*, 5(May):10955, 2015.
- [5] Priyanga Amarasekare. Spatial Dynamics of Foodwebs. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1):479–500, dec 2008.
- [6] Alain Barrat, Marc Barthélemy, and Alessandro Vespignani. *Dynamical processes on complex networks*. Cambridge University Press, 2008.
- [7] Jordi Bascompte and Ricard V. Solé. Spatially induced bifurcations in single-species population dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 63(2):256–264, 1994.
- [8] Silke Bauer and Bethany J. Hoyer. Migratory Animals Couple Biodiversity and Ecosystem Functioning Worldwide. *Science*, 344(6179):1242552–1242552, 2014.
- [9] John R. Beddington. Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency. *The Journal of Animal Ecology*, 44(1):331–340, 1975.
- [10] Igor Belykh, Carlo Piccardi, and Sergio Rinaldi. Synchrony in tritrophic food chain metacommunities. *Journal of Biological Dynamics*, 3(5):497–514, sep 2009.
- [11] Eric L. Berlow, Anje-Margriet Neutel, Joel E. Cohen, Peter C. de Ruiter, Bo Ebenman, Mark C. Emmerson, Jeremy W. Fox, Vincent A. A. Jansen, J. Iwan Jones, Giorgos D. Kokkoris, Dmitrii O. Logofet, Alan J. McKane, José M. Montoya, and Owen

- Petchey. Interaction strengths in food webs: issues and opportunities. *Journal of Animal Ecology*, 73(3):585–598, may 2004.
- [12] Bernd Blasius, Amit Huppert, and Lewi Stone. Complex dynamics and phase synchronization in spatially extended ecological systems. *Nature*, 399(May):354–359, 1999.
- [13] Diana E. Bowler and Tim G. Benton. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 80(2):205–225, 2005.
- [14] Ulrich Brose, Tomas Jonsson, Eric L. Berlow, Philip Warren, Carolin Banasek-Richter, Louis-Félix Bersier, Julia L. Blanchard, Thomas Brey, Stephen R. Carpenter, Marie France Cattin Blandenier, Lara Cushing, Hassan a. Dawah, Tony Dell, Francois Edwards, Sarah Harper-Smith, Ute Jacob, Mark E. Ledger, Neo D. Martinez, Jane Memmott, Katja Mintenbeck, John K. Pinnegar, Björn C. Rall, Thomas S. Rayner, Daniel C. Reuman, Liliane Ruess, Werner Ulrich, Richard J. Williams, Guy Woodward, and Joel E. Cohen. Consumer-resource body-size relationships in natural food webs. *Ecology*, 87(10):2411–2417, 2006.
- [15] Ulrich Brose, Richard J. Williams, and Neo D. Martinez. Comment on "Foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability". *Science (New York, N.Y.)*, 301(5635):918; author reply 918, aug 2003.
- [16] Ulrich Brose, Richard J. Williams, and Neo D. Martinez. Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecology Letters*, 9(11):1228–1236, nov 2006.
- [17] James H. Brown, James F. Gillooly, Andrew P. Allen, Van M. Savage, and Geoffrey B. West. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85(7):1771–1789, 2004.
- [18] James H. Brown and Astrid Kodric-Brown. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology*, 58(2):445–449, 1977.
- [19] Vincent Calcagno, François Massol, Nicolas Mouquet, Philippe Jarne, and Patrice David. Constraints on food chain length arising from regional metacommunity dynamics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1721):3042–3049, 2011.
- [20] Marie-France Cattin, Louis-Félix Bersier, Carolin Banasek-Richter, Richard Baltensperger, and Jean-Pierre Gabriel. Phylogenetic constraints and adaptation explain food-web structure. *Nature*, 427(February):835–839, 2004.

- [21] Joel E. Cohen, Frederic Briand, and Charles M. Newman. *Community Food Webs: Data and Theory*. Springer Verlag, New York, 1990.
- [22] Joel E. Cohen and Charles M. Newman. A Stochastic Theory Of Community Food Webs: 1. Models And Aggregated Data. *Proceedings Of The Royal Society Of London Series B-Biological Sciences*, 224(1237):421–448, 1985.
- [23] Joel E. Cohen, Stuart L. Pimm, Peter Yodzis, and Joan Saldaña. Body Sizes of Animal Predators and Animal Prey in Food Webs. *Journal of Animal Ecology*, 62(1):67–78, 1993.
- [24] Jennifer K. Cooper, Jiqui Li, and David J. S. Montagnes. Intermediate fragmentation per se provides stable predator-prey metapopulation dynamics. *Ecology Letters*, 15(8):856–863, aug 2012.
- [25] Karl Cottenie, Erik Michels, Nele Nuytten, and Luc De Meester. Zooplankton metacommunity structure: Regional vs. Local processes in highly interconnected ponds. *Ecology*, 84(4):991–1000, 2003.
- [26] Charles Darwin. *On the Origin of Species*. 1859.
- [27] Don L. De Angelis. Stability and Connectance in Food Web Models. *Ecology*, 56(1):238–243, 1975.
- [28] André M. de Roos, Edward McCauley, and William G. Wilson. Pattern formation and the spatial scale of interaction between predators and their prey. *Theoretical Population Biology*, 53(2):108–130, apr 1998.
- [29] Anne Ly Do, Johannes Höfener, and Thilo Gross. Engineering mesoscale structures with distinct dynamical implications. *New Journal of Physics*, 14(11):115022, 2012.
- [30] Andrew Dobson, David Lodge, Jackie Alder, Graeme S. Cumming, Juan Keymer, Rachel Winfree, and Marguerite A. Xenopoulos. Habitat loss, trophic collapse, and the decline of ecosystem services. *Ecology*, 87(8):1915–1924, 2006.
- [31] Barbara Drossel. Biological evolution and statistical physics. *Advances in Physics*, 50(2):209–295, 2001.
- [32] Jennifer A. Dunne. The Network Structure of Food Webs. In Mercedes Pascual and Jennifer A. Dunne, editors, *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*, pages 27–86. Oxford University Press, 2005.

- [33] Jennifer A. Dunne, Richard J. Williams, and Neo D. Martinez. Network structure and biodiversity loss in food webs: Robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, 5(4):558–567, 2002.
- [34] Abderrahim El Abdllaoui, Pierre Auger, Bob W. Kooi, Rafael Bravo de la Parra, and Rachid Mchich. Effects of density-dependent migrations on stability of a two-patch predator-prey model. *Mathematical Biosciences*, 210(1):335–354, nov 2007.
- [35] Mark C. Emmerson and Dave Raffaelli. Predator-prey body size, interaction strength and the stability of a real food web. *Journal of Animal Ecology*, 73(3):399–409, 2004.
- [36] Josep L. Garcia-Domingo and Joan Saldaña. Food-web complexity emerging from ecological dynamics on adaptive networks. *Journal of Theoretical Biology*, 247:819–826, 2007.
- [37] Mark R. Gardner and W. Ross Ashby. Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: critical values for stability. *Nature*, 228(5273):784, 1970.
- [38] Tarik C. Gouhier, Frédéric Guichard, and Andrew Gonzalez. Synchrony and stability of food webs in metacommunities. *The American Naturalist*, 175(2):E16–E34, mar 2010.
- [39] Philipp Gramlich, Sebastian J. Plitzko, Lars Rudolf, Barbara Drossel, and Thilo Gross. The influence of dispersal on a predator-prey system with two habitats. *Journal of Theoretical Biology*, accepted, 2016.
- [40] Dominique Gravel, Elsa Canard, Frédéric Guichard, and Nicolas Mouquet. Persistence increases with diversity and connectance in trophic metacommunities. *PloS One*, 6(5):e19374, jan 2011.
- [41] Volker Grimm and Christian Wissel. Babel, or the ecological stability discussions: An inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia*, 109(3):323–334, 1997.
- [42] Thilo Gross. *Population Dynamics: General Results from Local Analysis*. PhD thesis, Carl von Ossietzki Universität Oldenburg, 2004.
- [43] Thilo Gross, Wolfgang Ebenhöf, and Ulrike Feudel. Enrichment and foodchain stability: The impact of different forms of predator-prey interaction. *Journal of Theoretical Biology*, 227(3):349–358, 2004.

- [44] Thilo Gross, Wolfgang Ebenhöf, and Ulrike Feudel. Long food chains are in general chaotic. *Oikos*, 1(October 2004), 2005.
- [45] Thilo Gross and Ulrike Feudel. Analytical search for bifurcation surfaces in parameter space. *Physica D: Nonlinear Phenomena*, 195(3-4):292–302, 2004.
- [46] Thilo Gross and Ulrike Feudel. Generalized models as a universal approach to the analysis of nonlinear dynamical systems. *Physical Review E*, 73(1):016205, jan 2006.
- [47] Thilo Gross and Ulrike Feudel. Local dynamical equivalence of certain food webs. *Ocean Dynamics*, 59(2):417–427, apr 2009.
- [48] Thilo Gross, Lars Rudolf, Simon A. Levin, and Ulf Dieckmann. Generalized models reveal stabilizing factors in food webs. *Science*, 325(August):747–750, 2009.
- [49] Bart Haegeman and Michel Loreau. General relationships between consumer dispersal, resource dispersal and metacommunity diversity. *Ecology Letters*, 17(2):175–184, feb 2014.
- [50] Ilkka Hanski and Oscar E. Gaggiotti. *Ecology, genetics, and evolution of metapopulations*. 2004.
- [51] Michael P. Hassell, Hugh N. Comins, and Robert M. May. Spatial structure and chaos in insect population dynamics. *Nature*, 353(6341):255–258, 1991.
- [52] Céline Hauzy, Mathias Gauduchon, Florence D. Hulot, and Michel Loreau. Density-dependent dispersal and relative dispersal affect the stability of predator-prey metacommunities. *Journal of Theoretical Biology*, 266(3):458–469, oct 2010.
- [53] Lotta Heckmann, Barbara Drossel, Ulrich Brose, and Christian Guill. Interactive effects of body-size structure and adaptive foraging on food-web stability. *Ecology Letters*, 15(3):243–250, mar 2012.
- [54] Matthew D. Holland and Alan Hastings. Strong effect of dispersal network structure on ecological dynamics. *Nature*, 456(7223):792–4, 2008.
- [55] Crawford S. Holling. Some Characteristics of Simple Types of Predation and Parasitism. *The Canadian Entomologist*, 91(7):385–398, 1959.
- [56] Robert D. Holt. Food webs in space: On the interplay of dynamic instability and spatial processes. *Ecological Research*, 17:261–273, 2002.

- [57] Marcel Holyoak and Sharon P. Lawler. The Role of Dispersal in Predator-Prey Metapopulation Dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 65(5):640–652, 1996.
- [58] Yunxin Huang and Odo Diekmann. Predator migration in response to prey density: What are the consequences? *Journal of Mathematical Biology*, 43:561–581, 2001.
- [59] Jef Huisman and FJ Weissing. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature*, 402(February):407–410, 1999.
- [60] Marc-Thorsten Hütt, Marcus Kaiser, and Claus C. Hilgetag. Perspective: Network-guided pattern formation of neural dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369(1653):20130522, 2014.
- [61] Vincent A. A. Jansen. Regulation of predator-prey systems through spatial interactions: a possible solution to the paradox of enrichment. *Oikos*, 74(3):384–390, 1995.
- [62] Vincent A. A. Jansen. The dynamics of two diffusively coupled predator-prey populations. *Theoretical Population Biology*, 59(2):119–131, mar 2001.
- [63] Vincent A. A. Jansen and André M. de Roos. The role of space in reducing predator-prey cycles. In *The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity*, pages 183–201. 2000.
- [64] Vincent A. A. Jansen and Alun L. Lloyd. Local stability analysis of spatially homogeneous solutions of multi-patch systems. *Journal of Mathematical Biology*, 41:232–252, 2000.
- [65] Boris Kartascheff, Christian Guill, and Barbara Drossel. Positive complexity-stability relations in food web models without foraging adaptation. *Journal of Theoretical Biology*, 259(1):12–23, 2009.
- [66] Boris Kartascheff, Lotta Heckmann, Barbara Drossel, and Christian Guill. Why allometric scaling enhances stability in food web models. *Theoretical Ecology*, 3(3):195–208, nov 2010.
- [67] Max Kleiber. Body size and metabolism. *Hilgardia*, 6(11):315–351, 1932.
- [68] Katia Koelle and John Vandermeer. Dispersal-induced desynchronization: From metapopulations to metacommunities. *Ecology Letters*, 8(2):167–175, dec 2005.
- [69] Michio Kondoh. Foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability. *Science*, 299(February):1388–1391, 2003.

- [70] Michio Kondoh. Does foraging adaptation create the positive complexity–stability relationship in realistic food-web structure? *Journal of Theoretical Biology*, 238(3):646–651, feb 2006.
- [71] Christian Kuehn and Thilo Gross. Nonlocal generalized models of predator-prey systems. *arXiv preprint arXiv:1105.3662*, pages 1–30, 2011.
- [72] Delphine Legrand, Olivier Guillaume, Michel Baguette, Julien Cote, Audrey Trochet, Olivier Calvez, Susanne Zajitschek, Felix Zajitschek, Jane Lecomte, Quentin Bénard, Jean-François Le Galliard, and Jean Clobert. The Metatron: an experimental system to study dispersal and metaecosystems for terrestrial organisms. *Nature Methods*, 9(8):828–833, aug 2012.
- [73] Matthew A. Leibold, Marcel Holyoak, Nicolas Mouquet, Priyanga Amarasekare, Jonathan M. Chase, Martha F. Hoopes, Robert D. Holt, Jonathan B. Shurin, Robert Law, David Tilman, Michel Loreau, and Andrew Gonzalez. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7(7):601–613, jun 2004.
- [74] Simon A. Levin. The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology*, 73(6):1943–1967, 1992.
- [75] Nicolas Loeuille and Michel Loreau. Evolutionary emergence of size-structured food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(16):5761–5766, 2005.
- [76] Jürg B. Logue, Nicolas Mouquet, Hannes Peter, and Helmut Hillebrand. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(9):482–491, sep 2011.
- [77] Michel Loreau, Nicolas Mouquet, and Andrew Gonzalez. Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(22):12765–12770, oct 2003.
- [78] Alfred J. Lotka. *Elements of physical biology*. Williams & Wilkins company, 1925.
- [79] Ben D. MacArthur and Rubén J. Sánchez-García. Spectral characteristics of network redundancy. *Physical Review E - Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, 80(2):1–11, 2009.
- [80] Robert H. MacArthur. Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability. *Ecology*, 36(3):533–536, 1955.

- [81] Neo D. Martinez, Richard J. Williams, and Jennifer A. Dunne. Diversity, Complexity, and Persistence in Large Model Ecosystems. In Mercedes Pascual and Jennifer A. Dunne, editors, *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*, pages 163–185. Oxford University Press, 2006.
- [82] Gabriel L. Maser, Frédéric Guichard, and Kevin S. McCann. Weak trophic interactions and the balance of enriched metacommunities. *Journal of Theoretical Biology*, 247(2):337–345, jul 2007.
- [83] Robert M. May. Will a large complex system be stable? *Nature*, 238(5364):413–414, 1972.
- [84] Robert M. May. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press, 1st edition, 1973.
- [85] Kevin S. McCann. The diversity-stability debate. *Nature*, 405(6783):228–233, may 2000.
- [86] Kevin S. McCann, Alan Hastings, and Gary R. Huxel. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, 395(6704):794–798, 1998.
- [87] Kevin S. McCann, Joe Rasmussen, and James Umbanhowar. The dynamics of spatially coupled food webs. *Ecology Letters*, 8(5):513–523, may 2005.
- [88] Rachid Mchich, Pierre Auger, and Jean-Christophe Poggiale. Effect of predator density dependent dispersal of prey on stability of a predator-prey system. *Mathematical Biosciences*, 206(2):343–356, apr 2007.
- [89] José M. Montoya, Stuart L. Pimm, and Ricard V. Solé. Ecological networks and their fragility. *Nature*, 442(7100):259–264, jul 2006.
- [90] Nicolas Mouquet and Michel Loreau. Community patterns in source-sink metacommunities. *The American Naturalist*, 162(5):544–557, 2003.
- [91] James D. Murray. *Mathematical Biology I: An Introduction, vol. 17 of Interdisciplinary Applied Mathematics*. Springer, New York, NY, USA, 2002.
- [92] Anje-Margriet Neutel, Johan A. P. Heesterbeek, and Peter C. de Ruiter. Stability in real food webs: weak links in long loops. *Science*, 296(May):1120–1123, 2002.
- [93] Eugene P. Odum. *Fundamentals of Ecology*. Saunders, 1953.

- [94] Louis M. Pecora and Thomas L. Carroll. Master stability functions for synchronized coupled systems. *Physical Review Letters*, 80(10):2109, 1998.
- [95] Robert H. Peters. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, 1985.
- [96] Pradeep Pillai, Andrew Gonzalez, and Michel Loreau. Metacommunity theory explains the emergence of food web complexity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(48):19293–19298, 2011.
- [97] Pradeep Pillai, Michel Loreau, and Andrew Gonzalez. A patch-dynamic framework for food web metacommunities. *Theoretical Ecology*, 3(4):223–237, dec 2010.
- [98] Sebastian J. Plitzko and Barbara Drossel. The effect of dispersal between patches on the stability of large trophic food webs. *Theoretical Ecology*, 8(2):233–244, 2015.
- [99] Sebastian J. Plitzko, Barbara Drossel, and Christian Guill. Complexity-stability relations in generalized food-web models with realistic parameters. *Journal of theoretical biology*, 306:7–14, aug 2012.
- [100] David M. Post, M. Elizabeth Connors, and Debra S. Goldberg. Prey preference by a top predator and the stability of linked food chains. *Ecology*, 81(1):8–14, 2000.
- [101] Steven J. Presley and Michael R. Willig. Bat metacommunity structure on Caribbean islands and the role of endemics. *Global Ecology and Biogeography*, 19(2):185–199, 2010.
- [102] Björn C. Rall, Christian Guill, and Ulrich Brose. Food-web connectance and predator interference dampen the paradox of enrichment. *Oikos*, 117(2):202–213, feb 2008.
- [103] Konstantin Ristl, Sebastian J. Plitzko, and Barbara Drossel. Complex response of a food-web module to symmetric and asymmetric migration between several patches. *Journal of Theoretical Biology*, 354:54–59, mar 2014.
- [104] Michael L. Rosenzweig. Paradox of Enrichment: Destabilization of Exploitation Ecosystems in Ecological Time. *Science*, 171(3969):385–387, 1971.
- [105] Axel G. Rossberg, Hiroyuki Matsuda, Takashi Amemiya, and Kiminori Itoh. An explanatory model for food-web structure and evolution. *Ecological Complexity*, 2(3):312–321, 2005.

- [106] Axel G. Rossberg, Hiroyuki Matsuda, Takashi Amemiya, and Kiminori Itoh. Food webs: Experts consuming families of experts. *Journal of Theoretical Biology*, 241(3):552–563, 2006.
- [107] Sitabhra Sinha and Sudeshna Sinha. Evidence of universality for the May-Wigner stability theorem for random networks with local dynamics. *Physical Review E*, 71(2):020902, feb 2005.
- [108] John G. Skellam. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika*, 38(1-2):196–218, 1951.
- [109] Yasuhiro Takeuchi. *Global Dynamical Properties of Lotka-Volterra Systems*. World Scientific Publishing Company, 1st edition, 1996.
- [110] M. Scott Taylor. Buffalo hunt: International trade and the virtual extinction of the North American bison. 2007.
- [111] Eric Tromeur, Lars Rudolf, and Thilo Gross. Impact of dispersal on the stability of metapopulations. *Journal of Theoretical Biology*, 392:1–11, 2016.
- [112] Satoshi Uchida and Barbara Drossel. Relation between complexity and stability in food webs with adaptive behavior. *Journal of theoretical biology*, 247(4):713–22, aug 2007.
- [113] Satoshi Uchida, Barbara Drossel, and Ulrich Brose. The structure of food webs with adaptive behaviour. *Ecological Modelling*, 206(3-4):263–276, aug 2007.
- [114] Vito Volterra. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, 118(2972):558–560, 1926.
- [115] Geoffrey B. West, James H. Brown, and Brian J. Enquist. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276(5309):122–6, apr 1997.
- [116] Richard J. Williams and Neo D. Martinez. Simple rules yield complex food webs. *Nature*, 404(6774):180–183, mar 2000.
- [117] Richard J. Williams and Neo D. Martinez. Stabilization of chaotic and non-permanent food-web dynamics. *The European Physical Journal B-Condensed Matter and Complex Systems*, 38(2):297–303, mar 2004.
- [118] Justin D. Yeakel, Dirk Stiefs, Mark Novak, and Thilo Gross. Generalized modeling of ecological population dynamics. *Theoretical Ecology*, 4(2):179–194, feb 2011.
- [119] Peter Yodzis. The stability of real ecosystems. *Nature*, 289(5799):674–676, 1981.

- [120] Peter Yodzis and Stuart Innes. Body size and consumer-resource dynamics. *American Naturalist*, 139(6):1151–1175, 1992.

PUBLIKATIONEN

Folgende Arbeiten wurden während der Promotion erstellt und finden sich inhaltlich in dieser Arbeit zu großen Teilen wieder:

PUBLIZIERTE ARTIKEL

- Plitzko, S. J., Drossel, B. & Guill, C. (2012). Complexity–stability relations in generalized food-web models with realistic parameters. *Journal of Theoretical Biology*, 306, 7-14.
- Ristl, K., Plitzko, S. J. & Drossel, B. (2014). Complex response of a food-web module to symmetric and asymmetric migration between several patches. *Journal of Theoretical Biology*, 354, 54-59.
- Plitzko, S. J. & Drossel, B. (2014). The effect of dispersal between patches on the stability of large trophic food webs. *Theoretical Ecology*, 8(2), 233-244.
- Richhardt, J., Plitzko, S., Schwarzmüller, F. & Drossel, B. (2015). The influence of the migration network topology on the stability of a small food web. *Journal of Complex Networks*.

AKZEPTIERTE ARTIKEL

- Gramlich, P., Plitzko, S. J., Rudolf, L., Drossel, B. & Gross, T. (2016). The influence of dispersal on a predator-prey system with two habitats. *Journal of Theoretical Biology*.

LEBENS LAUF

PERSÖNLICHE DATEN

Name:	Plitzko
Vorname:	Sebastian
Geburtsdatum:	26.07.1984
Geburtsort:	Hanau
Anschrift:	Kinzigheimer Weg 62 63486 Bruchköbel
Nationalität:	deutsch

BILDUNGSWEG

08/1990 - 07/1997	Heinrich-Heine-Schule, Grundschule, Hanau/Kesselstadt
08/1994 - 07/2003	Karl-Rehbein-Schule, Gymnasium, Hanau
06/2003	Abitur, Note: 1,8
10/2003 - 2015	Diplomstudium Mathematik, TU Darmstadt
seit 2015	Wechsel in den Masterstudiengang
10/2003 - 09/2007	Physik Bachelor Studium, TU Darmstadt
09/2007	Bachelor of Science in Physik, Note: 2,7
10/2007 - 09/2009	Physik Master Studium, TU Darmstadt
09/2009	Master of Science in Physik, Note: 1,9
seit 01/2010	Physik Promotion, TU Darmstadt

DANKSAGUNG

Zunächst möchte ich zutiefst meiner Betreuerin Barbara Drossel danken. Die Zusammenarbeit war stets positiv und motivierend. Sie hatte immer ein offenes Ohr für mich und ohne sie hätte es ein derartiges Dokument von mir vermutlich gar nicht gegeben. Die Freiheit, die mir bei meiner Forschung eingeräumt wurde, war großartig und schaffte somit einen perfekten Nährboden für meine eigenen Ideen. Vielen Dank auch für die Beantragung der Forschergruppe *networks on networks* bei der DFG, an die meine Promotion angegliedert war. Begonnen hat unsere Zusammenarbeit schon zu Zeiten der Bachelor und Master Thesis. Das Ganze zeigt auf, dass ich mich schon sehr lange im Dunstkreis der AG Drossel bewegen durfte und viele hervorragende Menschen habe kommen und dann als hervorragende Wissenschaftler habe gehen sehen. Es ist schwer Leute herauszuheben, jedoch muss dies an dieser Stelle sicherlich gemacht werden.

Zunächst vielen Dank an Prof. Kay Hamacher für die Übernahme des Zweitgutachtens meiner Arbeit.

Vielen Dank Christian Guill! Beginnend bei meiner Bachelor Thesis hast du mich durch meine akademische Laufbahn begleitet und unzählige fachliche Diskussionen geführt. Meetings, Gruppentreffen, Konferenzen sind hier nur ein kleiner Auszug der gemeinsamen Erlebnisse.

Vielen Dank an alle Mitdoktoranden/AG-Kollegen - Mari, Jonas, Eva, Manu, Boris, Lotta, Korinna, Philipp, Marco, Daniel, Yixian, Laurin, Christoph, MiFo, Walter (alle die ich jetzt doch vergessen habe, bitte ich um Entschuldigung)! Seien es fachliche Diskussionen zu meinen oder euren Themen, bei Gruppentreffen, Vorträgen oder einfach bei einem Kaffee in der Küche. Sowas belebt die Forschung und hilft einem durch kleine Täler.

Vielen Dank an meine *Schützlinge*! Zu aller erst mein Nachfolger Philipp. Halte dieses schöne Thema in Ehren und habe Spaß dabei. Konstantin, mein einziger Master Student und ebenfalls Doppelstudent. Und dann die ganzen Bachelor Studenten - Julia, Carlos, Bruno, Michael, Jonas, Georg, Patrick. Ihr habt mir einige Fragestellungen abgenommen, mit mir diskutiert und mein Wissen breiter werden lassen.

Dennoch wäre alles ohne meine Familie wohl nicht möglich gewesen. Es klingt zwar pauschal aber vielen Dank an meine Eltern und an meinen Bruder, dass sie mir dieses Studium überhaupt erst möglich gemacht haben und mich stets in meinem Tun und Handeln unterstützt haben. Das Gleiche gilt für meine Frau Kim. Danke, dass du mir in dieser schweren Zeit, die es gegen Ende der Arbeit wirklich

war, den Rücken freigehalten hast und ich hoffe, dass ich euch, meiner gesamten Familie, alles um ein vielfaches vermehrt zurückgeben kann. Danke!

ERKLÄRUNG ZUR DISSERTATION

Hiermit versichere ich, die vorliegende Dissertation ohne Hilfe Dritter nur mit den angegebenen Quellen und Hilfsmitteln angefertigt zu haben. Alle Stellen, die aus Quellen entnommen wurden, sind als solche kenntlich gemacht. Diese Arbeit hat in gleicher oder ähnlicher Form noch keiner Prüfungsbehörde vorgelegen.

Darmstadt, 25. Januar 2016

M.Sc. Sebastian Plitzko